

# **Univerzita Karlova v Praze**

## **Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



**Bc. Jana Bílková**

### **Mezipopulační variabilita zpěvu strnada obecného: příčiny a důsledky**

Among-population variability in yellowhammer songs:  
causes and consequences

Diplomová práce

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková Ph. D.

Praha, 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14. 08. 2015

---

Podpis

## **Poděkování:**

Na tomto místě bych chtěla poděkovat všem, kteří nemalou měrou přispěli ke vzniku této práce. V první řadě děkuji Tereze a Adamovi Petruskovým za cenné připomínky, trpělivost a zasvěcení do světa vědy. Dále děkuji Lucii Diblíkové za její neocenitelný přínos v terénu i mimo něj, který zásadně ovlivnil průběh a podobu této práce; a také za cyklistickou instruktáž. Velký dík také patří Michalu Portešovi a Pavlovi Pipkovi, kteří se mnou ochotně vyrazili za strnady a šířili přitom dobrou náladu. Michalovi navíc děkuji za jeho neskutečně nakažlivé nadšení a Pavlovi za pomoc s historickými mapami. Paní Černochové vděčím za ochotu a rady v oblasti statistiky.

Také bych ráda poděkovala své rodině, která mě vždy za všech okolností podporovala. A v poslední řadě dlužím poděkování Markovi Černochovi za mnohé – zejména pak za bezmeznou víru, neutuchající povzbuzování, zdravý rozum a lednové bruslení.

# Abstrakt

Mezipopulační geografickou variabilitu zpěvu můžeme nalézt u mnoha ptačích druhů. Jednou z jejích nejzajímavějších forem jsou dialekty, které jsou charakterizované jasně oddělenými hranicemi mezi populacemi jedinců sdílejícími určitý typ zpěvu. Navzdory jejich dlouholetému studiu však dosud nebyla uspokojivě zodpovězena otázka, jakým způsobem dialektové hranice v průběhu let přetrvávají na téměř stejném místě. Rozdíly mezi dialekty umožňují rozpoznávání samců z jiných dialektových populací a mohou tedy ovlivňovat teritoriální chování. Protože však různá prostředí degradují zvuk odlišným způsobem, je také možné, že specifická stanoviště jsou preferována jedinci s určitým dialektem. Sociální interakce i akustické vlastnosti prostředí však mohou hrát pouze vedlejší roli a distribuce dialektů může být výsledkem fragmentace vhodných prostředí v současnosti či nedávné minulosti.

V této diplomové práci byly testovány některé z navrhovaných hypotéz na příkladu strnada obecného (*Emberiza citrinella*) – hojného pěvce otevřené krajiny s jednoduchým zpěvem a snadno rozlišitelnými dialekty. Na dialektových hranicích v různých částech České republiky byla získávána podrobná data o habitatech a rozložení dialektů. Dále byly pomocí playbackových experimentů testovány reakce teritoriálních samců na jejich vlastní a cizí dialekt. Výsledky ukazují, že dialekty tvoří na svých hranicích mozaiku a jejich rozložení nelze vysvětlit přítomností bariér ani v současnosti, ani v průběhu historie. Významnější podíl na udržování stabilních hranic také není možné připsat vlivu prostředí. Dále bylo zjištěno, že samci reagují na vlastní i cizí dialekt identicky, a to jak na hranicích, tak v centrálních oblastech dialektů. Příčinu neměnných dialektových hranic strnada obecného je tedy nadále nutné hledat v jiných mechanismech, např. preferenci samic.

**Klíčová slova:** strnad obecný, *Emberiza citrinella*, dialekt, geografická variabilita, adaptace na prostředí, sociální interakce, izolace

# Abstract

The inter-population geographic song variability can be found in many bird species. One of the most interesting types are dialects, characterized by sharp boundaries between populations of individuals sharing the same particular song type. Despite many years of investigation there is no satisfactory answer to the question how these borders persist over the years at nearly same sites. Distinctions between dialects allow recognition of males from different populations and could influence the territorial behaviour. Various habitats, however, degrade the sound differently; it is therefore possible that specific habitats are preferred by individuals with specific dialects. Both social interactions and acoustic properties of the locality could also be only secondary factors and the dialect distribution could be the result of the habitat distribution either in present or in recent past.

In this diploma thesis, several hypotheses were tested on the example of Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) – a songbird abundant in open land with simple song and easily recognizable dialects. The thorough data concerning the habitats and dialect distribution were obtained at the dialect borders at two localities in Czech Republic. The reactions of territorial males to both foreign and their own dialects were also examined by playback experiments. Results show that dialects create a mosaic on their borders and the distribution cannot be explained by the existence of barriers in present or in the course of history. The environment cannot be assigned a significant role in keeping the borders stable either. Moreover, the males were shown to react in the same way to their own and foreign dialect, both in border and central areas. The cause of stable dialect borders of Yellowhammer is therefore yet to be discovered in other mechanisms, for example female preferences.

**Key words:** yellowhammer, *Emberiza citrinella*, dialect, geographic variability, environment adaptation, social interactions, isolation

# Obsah

<b>ABSTRAKT.....</b>	<b>4</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>5</b>
<b>OBSAH.....</b>	<b>6</b>
<b>1 ÚVOD.....</b>	<b>8</b>
1.1 MEZIPOPULAČNÍ VARIABILITA.....	9
1.1.1 Hypotéza adaptace na dané prostředí.....	10
1.1.2 Hypotéza sociálních interakcí.....	10
1.1.3 Hypotéza genetické adaptace.....	11
1.1.4 Hypotéza dialektů jako „vedlejšího produktu“.....	11
1.2 CÍLE PRÁCE.....	13
<b>2 METODIKA .....</b>	<b>14</b>
2.1 MODELOVÝ DRUH.....	14
2.1.1 Popis zpěvu.....	14
2.1.2 Dialekty a jejich rozdělení.....	15
2.2 POPIS LOKALIT.....	17
2.3 MAPOVÁNÍ DIALEKTOVÝCH HRANIC A CHARAKTERISTIKA PROSTŘEDÍ .....	19
2.3.1 Hodnocení vlivu izolace.....	20
2.3.2 Statistická analýza.....	21
2.4 PLAYBACKOVÉ EXPERIMENTY.....	21
2.4.1 Příprava playbackových nahrávek.....	21
2.4.2 Průběh pokusů.....	22
2.4.3 Zaznamenávané reakce.....	23
2.4.4 Porovnání spontánního zpěvu a zpěvu během pokusu .....	24
2.5 ANALÝZA DAT .....	25
<b>3 VÝSLEDKY.....</b>	<b>26</b>
3.1 URČENÍ „CENTRÁLNÍCH“ OBLASTÍ DIALEKTŮ .....	26
3.2 VYUŽITÍ TRANSEKTŮ PŘI MAPOVÁNÍ DIALEKTOVÝCH HRANIC.....	26
3.3 SOUČASNÝ VLVIV PROSTŘEDÍ.....	27

3.3.1	<i>Lokalita Hořovice .....</i>	27
3.3.2	<i>Lokalita Choceň.....</i>	29
3.4	VLIV IZOLACE.....	32
3.5	PLAYBACKOVÉ EXPERIMENTY .....	36
3.5.1	<i>Analýza hlavních komponent.....</i>	36
3.5.2	<i>Ovlivnění průběhu druhých pokusů.....</i>	37
3.5.3	<i>Testování reakcí na vlastní vs. cizí dialekt .....</i>	38
3.5.4	<i>Srovnání spontánního zpěvu a zpěvu během pokusu .....</i>	40
<b>4</b>	<b>DISKUZE .....</b>	<b>41</b>
4.1	MOZAIKOVITÁ DISTRIBUCE DIALEKTŮ V JEJICH HRANIČNÍCH OBLASTECH .....	41
4.2	VLIV PROSTŘEDÍ .....	42
4.3	VLIV SOCIÁLNÍCH INTERAKCÍ .....	44
4.4	POMĚR DOKONČENÝCH STROF A INTENZITA ZPĚVU .....	48
<b>5</b>	<b>ZÁVĚR .....</b>	<b>50</b>
<b>6</b>	<b>SEZNAM LITERATURY.....</b>	<b>51</b>

# 1 Úvod

Všechny živé organismy se na různé úrovni vyznačují schopností komunikovat. Pro celou řadu živočichů je možnost předávat a přijímat informace životně důležitá – neobejdou se bez ní predátoři lovíci ve smečkách (např. Bailey et al. 2013) ani mláďata závislá na péči rodičů (např. Johnson et al. 2008), a dokonce i rostliny se pomocí mykorhizy vzájemně varují před útokem herbivorů (Babíková et al. 2014). Nejdůležitější úkol živých organismů, rozmnožit se, by se pro mnohé z nich stal v izolovaném světě prakticky neproveditelný, protože produkci potomstva obvykle předchází nutnost najít partnera. Některé formy dorozumívání jsou – alespoň pro člověka – nenápadné (např. olfaktorické signály), jiné jsou výraznější. Protože my lidé sami vnímáme svět kolem nás především zrakem a sluchem, největší zájem v nás od nepaměti vzbuzují vizuální a akustické signály. Zde můžeme nalézt důvod, proč se nápadný zpěv ptáků se stal zdrojem inspirace pro mnohá umělecká díla, jako například pro tvorbu hudebního skladatele Oliviera Messiaena, báseň Edgara A. Poea *Havran* či dokonce obrazy Olgy Karlíkové.

Akustické signály lze využít k předávání informací i na velkou vzdálenost a v nepřehledném prostředí, a navíc je lze rychle přizpůsobit aktuálním potřebám (Bradbury & Vehrencamp 1998). Objektivnímu studiu však dlouho bránily omezené možnosti záznamu i další analýzy (Marler & Slabbekoorn 2004). Dlouhá léta se výzkumníci museli spokojit s nepřesnými notovými záznamy či slovními přepisy – přestože ani tak jim neunikly některé zajímavé fenomény, např. že se zpěv v rámci druhu může místo od místa lišit (Marler 1952). Průlom v bioakustice představoval až vynález spektrografu, který poprvé pro vizuální reprezentaci ptačího zpěvu využil Thorpe v roce 1954 a započal tak éru objektivního bioakustického výzkumu (Catchpole & Slater 2008). A tak přestože byla vokální komunikace po staletí objektem zájmu vědců i laické veřejnosti, skutečný rozvoj bioakustiky nastal až v posledních desetiletích.

Tento obor tradičně věnuje velkou pozornost ptákům, skupině, která se vokálně projevuje nejvýrazněji. Zvláště pěvci, kteří tvoří více než polovinu všech ptačích druhů, prosluli bohatostí a komplexitou svého zpěvu (Catchpole & Slater 2008). Jedním z velkých témat, které bioakustika dlouhodobě studuje, je otázka významu zpěvu v životě jedinců i skupin. Klíčovou roli hraje zpěv při rozpoznávání druhové příslušnosti (Marler & Slabbekoorn 2004). To je obzvláště důležité z evolučního



hlediska, protože mezidruhové křížení obvykle způsobí snížení fitness všech zúčastněných stran.

Neméně podstatné jsou však také funkce zpěvu v rámci jednoho druhu. Mezi nejznámější a zároveň nejlépe prozkoumané je úloha zpěvu v obraně teritoria i při získávání partnerů (Catchpole & Slater 2008). Zpěv však také může mnohé prozrazovat o svém původci. Jemné rozdíly v spektrálních charakteristikách zvuku či syntaxu mohou nést informace o věku, kvalitě, agresivní motivaci či identitě jedince (Marler & Slabbekoorn 2004; Giret et al. 2011). Zároveň může zpěv kódovat příslušnost k určité skupině, což je nejlépe patrné u druhů s mezipopulační variabilitou zpěvu.

## **1.1 Mezipopulační variabilita**

Ptačí zpěv je velmi rozmanitý nejen mezidruhově, ale značnou variabilitu můžeme pozorovat i v rámci jednoho druhu. Rozdíly ve vokalizaci můžeme najít mezi jedinci a v čase (např. Kopuchian et al. 2004), více či méně se ale může lišit také zpěv jedinců pocházejících z různých zeměpisných oblastí (Catchpole & Slater 2008). Pokud jsou tyto oblasti oddělené rozsáhlým územím a jedinci z různých skupin se nesetkávají, mluvíme o makrogeografické variabilitě. Jestliže se rozmanitost objeví u sousedících populací, které spolu mohou alespoň teoreticky interagovat, jedná se o variabilitu mikrogeografickou (Mundinger 1982). V takové situaci jsou obzvláště pozoruhodným případem dialekty, kdy jsou odlišné varianty zpěvu sdílené v rámci populace vymezeny jasnou hranicí a nenacházíme mezi nimi postupné přechody (Lemon 1975; Petrusková et al. 2015). Nalézáme je u řady pěvců, ale také papoušků (Wright 1996; Wright & Wilkinson 2001) a kolibříků (Gaunt et al. 1994; González & Ornelas 2009), tedy u skupin, které se zpěv nebo jeho část učí. U některých druhů však může dialekt přetrvávat v nezměněné formě po dobu několika generací (např. Thielcke 1987; Kopuchian et al. 2004).

Existence dialektů je bezesporu fascinujícím kulturním fenoménem, jehož výzkum navíc pomáhá objasnit další, obecnější procesy. Díky jejich studiu získáváme lepší představu o mechanismech migrace, genového toku či speciace (např. Petrinovich et al. 1981; Tracy et al. 2009; Wilkins et al. 2013). O mechanismech vzniku a udržování samotných dialektů byla v průběhu let vyslovena celá řada hypotéz, z nichž ty nejdůležitější jsou uvedeny níže.

### 1.1.1 Hypotéza adaptace na dané prostředí

Zvláště při komunikaci na delší vzdálenosti se v přírodě nelze vyhnout některým typům degradace zvuku (redukce intenzity, odraz a ohyb; Morton 1975), které přenos akustického signálu prostředím ztěžují. Experimenty s přenosem zvuku ukázaly, že různé typy prostředí zkreslují zvuky odlišným způsobem. Například v lesích vegetace tlumí zvuk a vytváří ozvěny (Marten & Marler 1977), kdežto v otevřené krajině se komunikující jedinci potýkají se silnějším větrem a akustickými stíny vznikajícími při zemi (Morton 1975). Z tohoto faktu vychází hypotéza adaptace na dané prostředí (Morton 1975; Date & Lemon 1993). Ta předpokládá, že ptáci přizpůsobují svou vokalizaci prostředí, v němž se nacházejí tak, aby jím prostupovala co nejlépe. Zvláště u druhů s širokou ekologickou nikou by se tak hlasové projevy populací obývajících různé biotopy měly lišit. Podobná mezipopulační variabilita pak může vést až k dialektům s jasně oddělenými hranicemi (Tubaro et al. 1993; van Dongen & Mulder 2006).

### 1.1.2 Hypotéza sociálních interakcí

Vzhledem k tomu, že zpěv je především způsob komunikace, je logické hledat příčiny mezipopulační variability v jeho hlavních funkcích – obraně teritoria a lákání samic (Catchpole & Slater 2008). Teorie sociálních interakcí (Payne 1981a) praví, že dialekty se udržují, protože pro mladé samce a imigranty z jiných oblastí je výhodné kopírovat zpěvy etablovaných samců, případně se usadit v místě, kde jedinci zpívají stejně jako oni sami. Sdílené části repertoáru mohou pomoci vyhnout se nadměrné agresivitě při obraně teritoria (Beecher et al. 1996). Navíc lokální dialekty mohou usnadňovat rychlé rozpoznávání cizinců, kteří podle „dear enemy hypothesis“ představují větší hrozbu než sousedé, protože pravděpodobně dosud nemají vlastní teritorium (Temeles 1994; Briefer et al. 2008). Podobně samičí preference také mohou v některých případech hrát v udržování dialektů významnou roli – například samice strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) dávají u zpěvu samců přednost svému rodnému dialektu (MacDougall-Shackleton et al. 2001). Takový výběr a především ztráta fitness spojená s „nesprávným“ dialektem by samce přiměly naučit se místní dialekt nebo najít vhodnou oblast přesně tak, jak teorie předpovídá.

### 1.1.3 Hypotéza genetické adaptace

Gen prospěšný v jedné oblasti může být jinde zcela zbytečný či dokonce svého nositele poškozovat, a v panmiktické populaci se tak neudrží. Teoreticky by tedy mohlo být výhodné, pokud by samice preferovaly samce z vlastní populace, protože takový výběr povede k rychlejšímu vývoji lokálních adaptací. Takto uvažoval Nottebohm (1969, 1972) a podle jeho teorie slouží k identifikaci samců z dané oblasti právě dialekty. Ty by tak tedy měly inhibovat či redukovat genový tok a vyvolávat mezi populacemi genetické rozdíly (Baker 1974; Baker & Mewaldt 1978). Zřejmě nejrozsáhlejší a nejrozporuplnější výzkum proběhl na strnadci bělokorunkatém. Zdá se, že částečná bariéra genového toku působí u poddruhu *oriantha* (MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton 2001). Podobné výsledky starších prací na poddruhu *nuttalli* (Baker 1975; Baker et al. 1982) však byly opakovaně zpochybňovány (Zink & Barrowclough 1984; Soha et al. 2004) a u poddruhu *pugetensis* (Soha et al. 2004) se populace s různými dialekty geneticky nelišily. Ani jiným studiím zabývajícím se dalšími druhy se nepodařilo prokázat silnější vztah genetické variability a dialektů (viz např. Loughheed & Handford 1992; Wright et al. 2005). Přesvědčivé důkazy podporující tuto teorii tedy stále chybí a zdá se, že dialekty se přenášejí a udržují spíše kulturní než genetickou cestou.

### 1.1.4 Hypotéza dialektů jako „vedlejšího produktu“

Dialekty také mohou být pouze následkem náhodných procesů, epifenomémem bez jakéhokoli adaptivního či funkčního významu (Wiens 1982; Rothstein & Fleischer 1987). Vznikat a udržovat se mohou například kombinací efektu zakladatele a chyby učení – pokud chybně naučené zpěvy začnou kopírovat mladí jedinci, nový typ zpěvu se může v populaci rozšířit (Thielcke 1992). Nemenší vliv může mít také geografická bariéra a s ní související izolace (Catchpole & Rowell 1993). Tato teorie také předpokládá, že pokud dojde mezi populacemi k větší migraci jedinců, přestanou být dialekty stabilní. V takové situaci by totiž bylo k dlouhodobému udržení dialektů zapotřebí, aby nějaký proces zvýhodnil migranty, kteří se přizpůsobí místnímu dialektu. Takový proces by však narušil samotné základy hypotézy dialektů jako bezvýznamného vedlejšího produktu (Rothstein & Fleischer 1987).

Žádná z navržených teorií však doposud nepřinesla plně uspokojivé vysvětlení původu a udržování dialektů. Obtížnost této problematiky tkví ve skutečnosti, že dialekty zřejmě závisí na široké škále rysů životní historie druhu (Baker & Cunningham 1985). Navíc se zdá, že různé hypotézy mohou být u téhož druhu aplikovány na různé úrovně variability (Baker & Cunningham 1985; Rothstein & Fleischer 1987). Například v rámci velkých regionálních dialektů oddělených bariérou by se mohly zformovat „subdialekty“, zapříčené třeba odlišným prostředím nebo sdílením zpěvů mezi sousedícími samci. Ve hře jsou také nejrozličnější mechanismy, jako je disperze, učení či asortativní párování (Podos & Warren 2007; Planqué et al. 2014). Přestože o těchto faktorech je již mnohé známo, kolem samotného vzniku a udržování dialektů se stále vznášejí mnoho nezodpovězených otázek.

Pro studium dialektů je ideálním modelovým druhem strnad obecný (*Emberiza citrinella*). K hlavním důvodům patří mimo jiné fakt, že tento běžný pěvec zpívá velkou část roku a jeho zpěv je velmi jednoduchý, se snadno rozlišitelnými dialekty (Petrusková et al. 2015). Vhodnost strnada jako modelového druhu dokládá i úspěch projektu občanské vědy Nářečí českých strnadů (NČS), na jehož výsledcích tato práce částečně staví. Cílem projektu je s pomocí veřejnosti zmapovat strnadi dialekty na území České republiky (Diblíková 2011, 2013, [www.strnadi.cz](http://www.strnadi.cz)). Projekt vznikl v roce 2011, kdy se v rámci kampaně České společnosti ornitologické stal strnad Ptákem roku. Projekt inspiroval sesterské projekty v dalších evropských zemích a také vznik mezinárodního projektu Yellowhammer Dialects. Ten se zaměřil zejména na srovnání dialektů strnadů introdukovaných na Novém Zélandu s těmi oblastmi ve Velké Británii, odkud byli ptáci před více než sto lety přiváženi (Pipek et al. 2015, [www.yellowhammers.net](http://www.yellowhammers.net)).

Díky projektu NČS je k roku 2015, a to zejména díky zapojení veřejnosti, známo rozložení dialektů strnada obecného na 89 % území Česka ([www.strnadi.cz](http://www.strnadi.cz)). Projekt ukázal, že na našem území mají dialekty mozaikovitou distribuci, kdy se v určitých oblastech vyskytují pouze jedinci zpívající jeden dialekt (Diblíková 2013). Ve své práci se pokusím rozkrýt, co toto rozložení dialektů způsobuje.

## 1.2 Cíle práce

Cílem této diplomové práce bylo na modelovém druhu strnada obecného:

- 1) ověřit rozložení dialektů na rozhraních, kde sousedí populace s odlišnými dialekty a otestovat použitelnost transektů při mapování těchto hranic
- 2) otestovat následující hypotézy zabývající se mechanismy udržování dialektů v kontextu České republiky

**a. hranice dialektů odpovídají distribuci vhodných habitatů v současnosti, případně v nedávné minulosti**

- přestože strnad je druhem obývajícím otevřenou krajinu, drobné rozdíly v prostředí by na měřítku hranic mohly přispět k rozdělení dialektů
- hranice dialektů by mohly být také pozůstatkem z období před kolektivizací (50. léta 20. století) či éry zarůstání krajiny (počátek 20. století), kdy zmizela část pro strnady vhodných habitatů

**b. současné hranice nemají přímý vztah k prostředí a jsou důsledkem sociálních interakcí**

- rozdílné reakce na vlastní a cizí dialekt by potenciálně mohly vést k udržování dialektových hranic – samci, kteří mají zkušenost pouze s jedním dialektem, by měli na vlastní, případně cizí reagovat agresivněji
- naopak jedinci na hranicích dialektů by na cizí i vlastní dialekt měli odpovídat shodně

## 2 Metodika

### 2.1 Modelový druh

Strnad obecný se přirozeně vyskytuje ve velké části Eurasie a v 19. století proběhla jeho introdukce na Nový Zéland, o jejímž průběhu informují detailní záznamy (Cramp & Perrins 1994; Pipek et al. 2015). Jakožto druh preferující otevřenou kulturní krajinu patří strnad mezi ptáky, kteří se díky zemědělství široce rozšířili. Populace jsou sedentární nebo částečně tažné, nicméně disperzní vzdálenost je u strnada spíše malá a většina samců se každý rok vrací do stejných teritorií (Hansen 1985, 1999; Cramp & Perrins 1994; Sundberg 1995; Paradis et al. 1998). Vzhledem k tomu, že se samci zpěv učí během svého prvního roku (Hiett & Catchpole 1982; Schön 1989; Wonke & Wallschläger 2009) a během života svůj repertoár už nijak nemění, zůstávají dialekty i jejich hranice neměnné i po dobu několika dekád (Kaiser 1965; Hansen 1985, 1999).

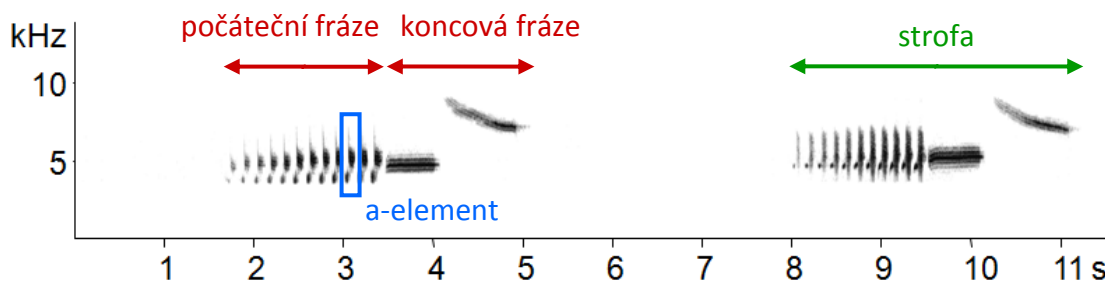
Mimo hnízdní období tvoří strnadi tzv. zimní hejnka, která se po jarním oteplení pomalu rozpadají, když samci začnou obhajovat budoucí teritoria. V závislosti na podnebí a počasí se tak strnadí zpěv může nést krajinou od února až do srpna (Møller 1988; Cramp & Perrins 1994; Procházka 2011). Navzdory tak brzkému začátku se však první snůšky začínají objevovat až v druhé polovině dubna (Cramp & Perrins 1994). Zpěvní aktivita vrcholí během letních měsíců, tedy koncem hnízdního období. Přestože nejvíce úsilí věnují samci zpěvu při východu a západu slunce, lze jej zpravidla zaslechnout většinu dne (Hiett & Catchpole 1982; Møller 1988).

#### 2.1.1 Popis zpěvu

Samotný zpěv strnada obecného je velmi jednoduchý a stereotypní (viz obr. 1; Caro et al. 2009). Do češtiny bývá nejčastěji přepisován jako „Kéž by si sedláčku chcíp.“ či „Jápak to sluníčko svítí.“. Protože termín „zpěv“ by mohl být lehce zavádějící, pro jednotlivé úseky odpovídající takovému slovnímu přepisu se vžil název **strofa**. Během jedné minuty samec běžně zazpívá 5 až 6 strof (Hansen 1979, 1981). Jednotlivé strofy se skládají ze dvou jasně rozlišitelných částí.

První část strofy – **počáteční frázi** – tvoří série opakujících se slabik nazvaných **a-elementy** (viz obr. 1; Hansen 1981, 1985; Frauendorf 1994). Tento pojem je nicméně poněkud matoucí, protože a-element většinou utvářejí dva dílčí elementy (Hansen 1999), ve smyslu nejmenších strukturních jednotek zpěvu. Výjimkou však nejsou ani

jedno-, či dokonce třídílné a-elementy (Frauendorf 1994). Samcův repertoár obsahuje průměrně dvě, výjimečně až osm různých a-elementů (Hansen 1981, 1985; Rutkowska-Guz & Osiejuk 2004). Protože ve stavbě počáteční fráze se zároveň liší jednotlivé **typy zpěvu** (viz obr. 1), lze strnada označit za druh s malým repertoárem. Tento dojem ještě umocňuje fakt, že samci mají tendenci každý typ zpěvu několikrát zopakovat, než začnou zpívat další (Hansen 1981). Rychlost střídání pravděpodobně souvisí s agresivní motivací samce (Rutkowska-Guz & Osiejuk 2004). Předpokládá se, že jednotlivé typy zpěvu či jejich kombinace představují unikátní rozpoznávací znak jedince a během strnadova života zůstávají stabilní (Hiett & Catchpole 1982; Hansen 1999; Caro et al. 2009).



Obr. 1 – sonogram dvou typů zpěvu strnada obecného; vlastní nahrávka

**Koncová fráze** se skládá ze dvou, zřídka tří delších elementů s konstantní či mírně se měnící frekvencí (viz obr. 1; Hansen 1985, 1999). Právě tato část zpěvu je určující pro rozlišování jednotlivých dialektů (Petrusková et al. 2015), protože uspořádání elementů vždy sdílí skupina jedinců (pro účely této práce označovaná jako populace) a mezi takto sdílenými vzory neexistují přechody. Jednotlivé či všechny tyto elementy však samci při vlastním zpěvu často vynechávají (Huxley 1947; Hansen 1985; Wallschläger 1998). Někteří strnadi zazpívají více než 120 (pozorováno bylo až 157) neúplných strof, než lze zaznamenat kompletní koncovou frázi (Frauendorf 1994). Přítomnost či nepřítomnost koncových elementů by mohla odrážet agresivní motivaci, protože silnější teritoriální odpověď při playbackových experimentech provedených Gruberem a Naglem (2010) vyvolal úplný zpěv.

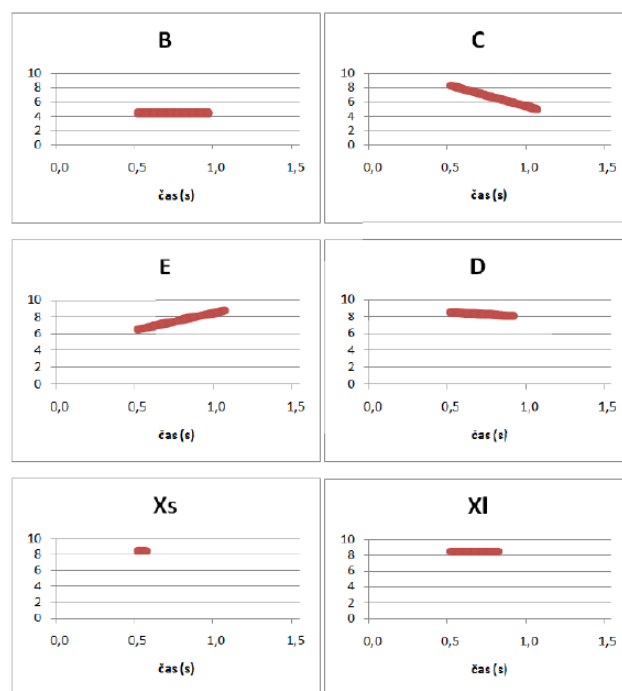
### 2.1.2 Dialekty a jejich rozdělení

Povědomí o geografické variabilitě strnadiho zpěvu, dialektech a ostrých hranicích mezi nimi mají vědci už od počátku 20. století (Heinroth & Heinroth 1924; Salomonsen

1935; Huxley 1947). Bez pomoci techniky byly možnosti studia omezené na slovní či notové přepisy, a autoři starších prací často nerozlišují některé dnes uznávané dialekty. Naopak recentní studie často přejímaly zavedené rozdělení do dvou makrodialektových skupin, východní a západní (neboli B a X, nazvaných též „ty-see“ a „zi-tee“; Kaiser 1965; Cramp & Perrins 1994), protože některé skupiny dialektů mají tendenci dominovat rozsáhlým oblastem Evropy. Nicméně jak ukázala nedávná studie (Petrusková et al. 2015), takové rozdělení je příliš zjednodušené a zavádějící.

Případ makrodialektů mimo jiné ilustruje i nejednotnost používaného názvosloví – k ustálení došlo až v 80. letech, kdy byl přijat komplexní systém vypracovaný Hansenem (1985). Tento systém umožňující snadný popis dialektů byl dále přesněji definován pro účely projektu Nářečí českých strnadů (Diblíková 2013). Jelikož tato práce na projekt částečně navazuje, je systém názvosloví použit ve stejné podobě, a bude zde proto stručně popsán.

S ohledem na frekvenční, časové a modulační charakteristiky Hansen definoval šest základních elementů (B, C, D, E, Xs a Xl; obr. 2). Jak již bylo uvedeno výše, dialekt tvoří kombinace nejčastěji dvou základních elementů – ve většině případů je jedním z nich element B. Pokud dialekt tvoří dva elementy B, nastane jedna ze tří situací lišící se ve vzájemném postavení elementů – elementy mají stejnou frekvenci (značí se BBe; equal), první element má vyšší frekvenci než druhý (BhBl; high, low), či má první element nižší frekvenci (BIBh).

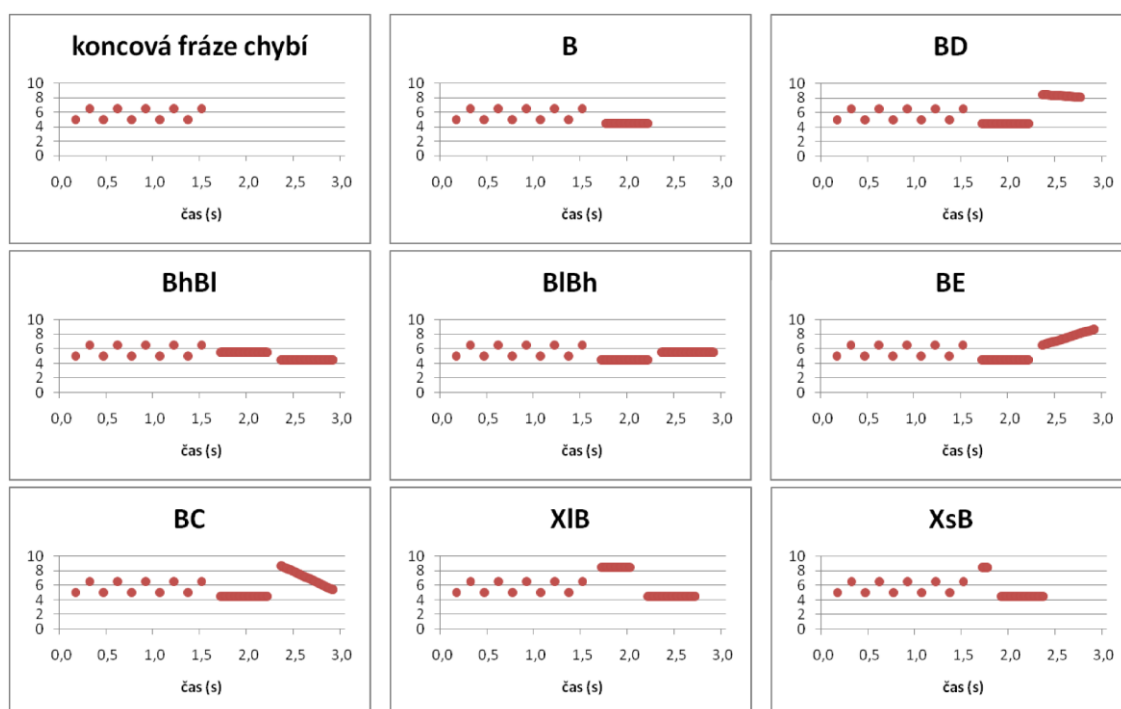


Obr. 2 – šest základních elementů koncové fráze podle Hansena; převzato z Diblíková 2013



Mezi problematické elementy patří zejména element D, jehož frekvence může klesat i stoupat, přičemž – na rozdíl od elementů C a E – má pouze mírný sklon (obr. 2). V některých případech se zdá, že existuje kontinuum mezi dialekty BD a BlBh (Frauendorf 1994; Diblíková 2013; osobní pozorování), proto byla pro element Bh arbitrárně stanovena horní hranice 6,5 kHz. Podobně elementy Xs (short; do 0,12 vteřiny včetně) a Xl (long) se liší pouze délkou trvání, přičemž názory na samostatnost dialektu XsB se různí (viz např. Glaubrecht 1989; Wonke & Wallschläger 2009).

V České republice se můžeme běžně setkat s dialekty BhBl, BlBh, BC, BD, BE, XlB a XsB (obr. 3). Z výsledků projektu NČS vyplývá, že mezi nejrozšířenější dialekty u nás patří BC, BE a XlB (Diblíková 2013).



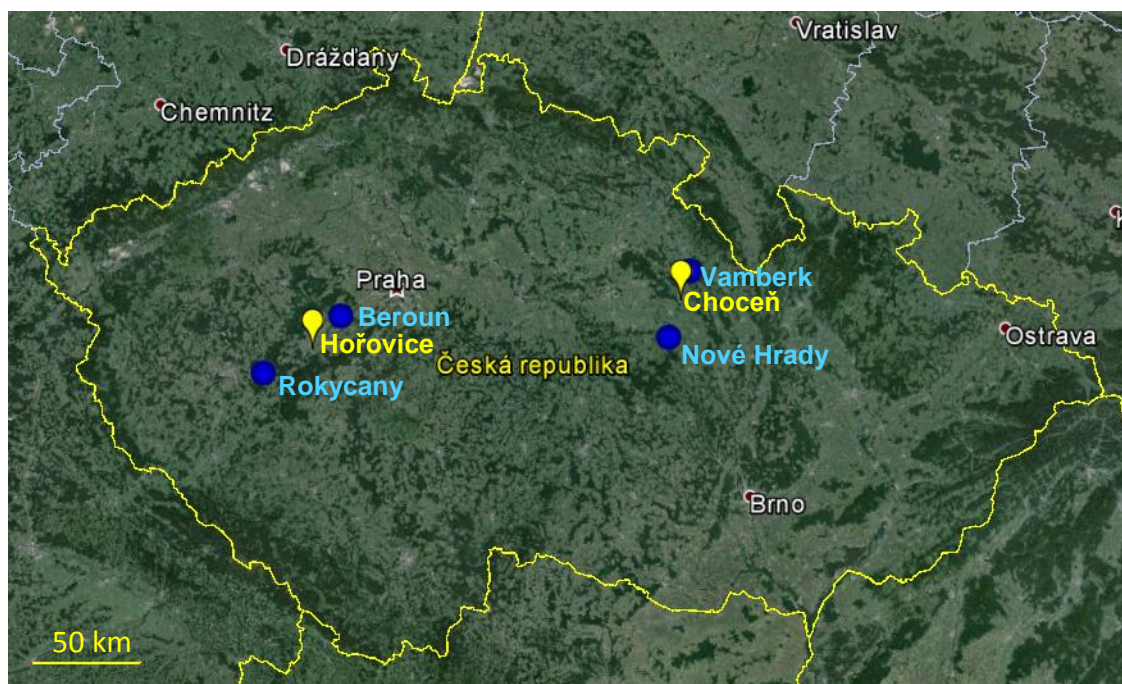
**Obr. 3 – znázornění dialektů nejčastěji se vyskytujících v České republice; první a druhý náčrt zobrazují neúplné strofy; převzato z Diblíková 2013**

## 2.2 Popis lokalit

Výzkum probíhal v letech 2014 – 2015 na dvou lokalitách (obr. 4), při jejichž výběru jsme vycházeli z mapy získané v průběhu projektu NČS. První lokalita, „Hořovice“, se nalézá ve Středočeském kraji asi 45 km na jihozápad od Prahy a pokrývá širší okolí stejnojmenného města (49°50' N 13°54' E; cca 9 x 11 km). Jedná se o zemědělskou

krajinu s převažujícími poli, pastvinami, sady a menšími lesy – rozsáhlejší lesní porosty lze najít pouze na okraji lokality. Oblast zahrnuje několik menších obcí a prochází jí frekventovaná silnice E50. V místní populaci strnadů se vyskytují dialekty XIB a BhBl.

Lokalita „Choceň“ leží přibližně 125 km na východ od Prahy v Pardubickém kraji (49°60' N 16°13' E; cca 8 x 9 km). Většinu lokality představuje zemědělská krajina, částečně je však rozdělena městem a rozlehlými lesními porosty. Územím protéká meandrující Tichá Orlice, jejíž břehy lemují stromy a keře, místy tvořící remízky. Setkávají se zde oblasti dvou velmi rozšířených dialektů BC a BE.



Obr. 4 – umístění lokalit

Protože lokalitami prochází hranice dialektů, bylo u jedinců zde nahaných předpokládáno, že se i v minulosti setkávali s oběma přítomnými dialekty. Také jedinci testovaní v pásu širokém cca 9 km kolem hranice byli pro účely této práce považováni za „hraniční“. Jako „centrální“ byli označováni samci, u kterých lze očekávat, že mají zkušenost pouze s jedním dialektem. Minimální vzdálenost od hranice, kde lze předpokládat nulový či téměř nulový kontakt s jinými dialekty, byla stanovena s pomocí kroužkovacích dat o zpětných odchycích strnadů obecných z Kroužkovací stanice Národního muzea z let 1937 až 2013. Pokusy „v centru“ probíhali v okolí Rokycan (pro dialekt XIB), Berouna (BhBl), Nových Hradů v Pardubickém kraji (BC) a Vamberka (BE).

## 2.3 Mapování dialektových hranic a charakteristika prostředí

Pro posouzení vztahu mezi prostředím a dialekty bylo nejprve nutné zjistit detailní rozmístění dialektů v hraničních oblastech s přihlédnutím k charakteristikám prostředí. K nahrávání zpěvu samců byly využívány: nahrávací zařízení Marantz PMD661 se směrovým mikrofonom Sennheiser ME67, diktafon Olympus LS-5, případně diktafon Tascam DR-07 MKII. Pro každého jedince byly zaznamenány GPS souřadnice, datum, čas, počasí a popis habitatu (viz dále), a pořízeny fotografie či videozáznam okolního prostředí. Analýzou v programu Avisoft SASLab Pro 5.1 (Specht 2011) byl z nahrávek následně určen dialekt daného jedince. Stručný zápis, obsahující především informaci o dialektu a GPS souřadnice, byl poté vložen do databáze projektu NČS pro účely vizualizace na mapě.

Nahrávky samců byly různě dlouhé podle intenzity zpěvu. V případě, kdy přítomný strnad nezpíval nebo nedokončoval dialektovou část, byla z diktafonu puštěna „provokační“ nahrávka. Tyto nahrávky byly vytvořeny stejným způsobem jako playbackové nahrávky (pro podrobný popis viz kapitolu 2.4.1) s tím rozdílem, že obsahovaly pouze počáteční frázi bez obou koncových elementů. Neobsahovaly tedy informaci o dialektu, aby nedošlo k ovlivnění nahrávaného jedince. Přehrávání bylo zastaveno, pokud samec začal na nahrávku jakkoli reagovat, nebo nejdéle po 90 vteřinách.

Prostředí bylo charakterizováno pomocí několika hodnot. Prvních šest kategoriálních proměnných se vztahuje k nejbližšímu okolí (cca 20 m) místa, kde byl samec nahráván, a zahrnuje tedy tu část prostředí, která by potenciálně mohla zpěv nejvíce ovlivnit. Mezi tyto proměnné patří:

- a) **počet stromů** uváděný pomocí stupnice **0** (žádný), **1** (do 10, solitérní), **2** (do 20, rozvolněný výskyt) a **3** (desítky jedinců, zapojený porost)
- b) **počet keřů** opět členěný do kategorií **0** (žádný) až **3** (desítky, zapojený porost)
- c) **patrovitost**, která popisuje množství rostlinných pater v teritoriu; rozlišována byla patra – bylinné, keřové, stromy do 10 m, vysoké stromy nad 10 m
- d) **hustota porostu** – tato proměnná zahrnuje veškerou vegetaci na lokalitě, a byla odstupňována následovně: **1** (solitérní stromy a keře), **2** (rozvolněná vegetace, průchozí) a **3** (zcela zapojený porost, neprůchozí)
- e) **hlučnost zástavby** popisuje intenzitu antropogenního hluku; v kategoriích **0** (nulový hluk, bez zástavby v okolí 500 m), **1** (nízký hluk, např.

u nefrekventované silnice), **2** (střední míra hluku, poblíž silnic a obcí) a **3** (intenzivní míra hluku, např. v blízkosti dálnice)

- f) vzdálenost zástavby** byla zaokrouhlena na desítky metrů a měřena pomocí satelitních snímků Google Maps

Samci mohou zpívat z několika míst ve svém teritoriu či v jeho blízkosti (Cramp & Perrins 1994), a při vyhledávání potravy pro mláďata strnadi zaletují až do vzdálenosti 100 m (Morris et al. 2001). Proto byla navíc změřena obecná charakteristika širšího okolí. Pomocí programu Google Earth Pro bylo stanoveno, kolik procent okolí v okruhu 100 m zabírá:

- g) zástavba**

- h) souvislý porost dřevin**, bez solitérních stromů a keřů

- i) souvislá plocha otevřené krajiny**, luk a polí – tyto biotopy se liší v dostupnosti potravy i v míře, v jaké je nejen strnadi preferují (Tucker 1992; Morris et al. 2001), nicméně jejich vliv na akustické parametry dialektu je stejný, a proto byly v analýze sloučeny dohromady

V průběhu dubna a května 2014 byly vedeny transekty přes vytipovaná dialektová rozhraní. Podél transektů, měřících 5 kilometrů, byli každých 500 metrů nahrávání přítomní zpívající strnadi. Každý transekt vedl kolmo na předpokládanou hranici tak, aby tato procházela přibližně jeho středem. Výběr lineárních transektů *a priori* se však ukázal jako problematický. Často docházelo situacím, kdy se zachycené dialekty podél transektu nepravidelně střídaly, docházelo k jejich nerovnoměrnému zastoupení a v jednom případě transekt hranici zcela minul. Z tohoto důvodu bylo přikročeno ke vzorkování celé oblasti, které mělo pomoci upřesnit polohu dialektového rozhraní. Během tohoto vzorkování byla oblast náhodně projížďena a byli zaznamenáváni všichni jedinci, kteří v té době zpívali ukončené strofy. Ukázalo se, že přestože jsou hranice dialektů jasně patrné na velkých měřítkách, přímo na hranicích tvoří mozaiku. Pro účely dalšího výzkumu bylo proto zachováno mapování „v mřížce“, které se ukázalo efektivnější a přinášející více informací.

### 2.3.1 Hodnocení vlivu izolace

Jedním z cílů této práce bylo ověřit hypotézu, že rozložení dialektů je důsledkem současné nebo historické izolace. Proto byla pomocí databáze vytvořené pro účely projektu NČS na satelitní mapě zobrazena data o pozici a dialektu každého nahraného

jedince. Tyto informace byly posléze vizualizovány také na historických leteckých snímcích z 50. let 20. století, a relevantních mapách z třetího vojenského mapování, které probíhalo v 70. a 80. letech 19. století. Na těchto mapách byly poté dohledávány možné bariéry, které by potenciálně mohly bránit disperzi jedinců.

### 2.3.2 Statistická analýza

Ze sledovaných proměnných vztahujících se k prostředí žádná nemá normální rozložení – Shapiro-Wilkův test neodhalil u žádné z veličin  $p$  hodnotu větší než 0,0001. Z toho důvodu byly při vyhodnocování využity neparametrické testy. Analýzy byly vždy provedeny zvlášť pro lokalitu Hořovice a pro lokalitu Chocẽ.

Za účelem otestování možnosti, že rozdíly v charakteristikách prostředí mezi dialekty jsou signifikantní, byly provedeny Mann-Whitney U-testy. Dále byly vypočítány Spermanovy korelační koeficienty pro vztah mezi proměnnými a jednotlivými dialekty. Pro každou lokalitu byla také provedena faktorová analýza s varimax rotací. Do analýzy byly zahrnuty všechny sledované proměnné. Tento postup zredukoval měřené veličiny na malý počet proměnných postihujících většinu variability a poskytl faktorová skóre jedinců pro další rozbor.

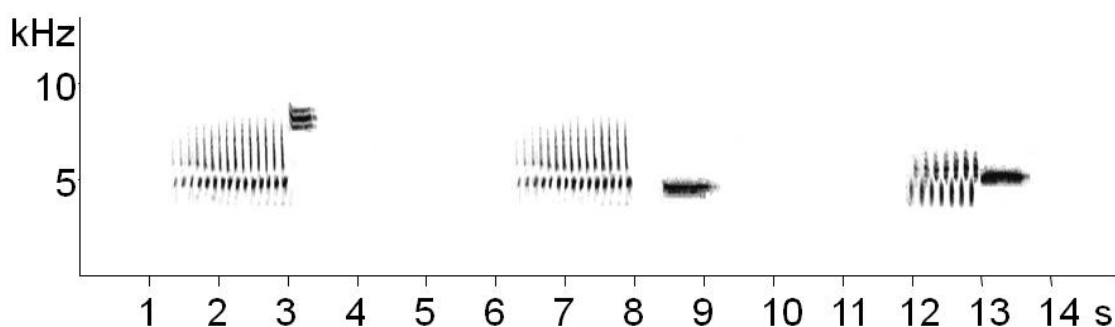
## 2.4 Playbackové experimenty

### 2.4.1 Příprava playbackových nahrávek

Pro přípravu playbackových nahrávek používaných během terénních pokusů byly využity nahrávky získané v předchozích letech prostřednictvím projektu Nářečí českých strnadů. Z databáze projektu byly vybrány kvalitní nahrávky obsahující alespoň tři strofy s totožným typem zpěvu, z toho minimálně dvě strofy s dokončeným dialektem. Nahrávka byla považována za dostatečně kvalitní, pokud vykazovala nízkou hladinu šumu a pokud strnadí zpěv nenarušovaly zvuky na pozadí. Vzhledem k původu nahrávek nebylo vždy možné s jistotou určit, zda nahrávka obsahuje zpěv pouze jednoho jedince, proto byly k přípravě playbacku využity vždy pouze strofy se stejnou počáteční frází. Strofy s jiným typem počáteční fráze byly následně pomocí programu Avisoft SASLab Pro 5.1 (Specht 2011) vymazány, stejně jako nedostatečně kvalitní strofy a případný hluk v pozadí.

Na základě náhodně vybraného vzorku nahrávek vhodné délky bylo zjištěno, že spontánní zpěv obsahuje průměrně 6 strof za minutu – ke stejnému závěru došli i autoři

dalších studií (Hansen 1979, 1981; Helb 1985). K vytvoření tříminutové playbackové nahrávky bylo tedy se zachováním přirozených intervalů použito 16 strof, z toho 8 s úplným dialektem a 8 nedokončených. Za nedokončené byly označovány strofy obsahující pouze element B. Každá nahrávka začínala dvěma nedokončenými strofami následovanými alespoň jednou dokončenou a končila dvojicí s kompletním dialektem. Pořadí zbylých strof bylo sestaveno náhodně tak, aby se v řadě za sebou nacházely maximálně tři stejné strofy. Pokud zdrojová nahrávka neobsahovala dostatek kvalitních strof, byly tyto nakopírovány na požadovaný počet. Pokud v nahrávce chyběly pouze nedokončené strofy, byl z úplných strof vymazán poslední element, který samci v takovém případě přirozeně vynechávají. U dialektu XIB by však byl takto zachován element XI, který nese informaci o dialektu. Proto byl v tomto případě vymazán právě element XI, se zachováním intervalu mezi počáteční frází a elementem B odpovídající délce vynechaného elementu (obr. 5). V přírodě se vyskytuje i tento způsob vynechávání, ale je méně častý.



**Obr. 5 – varianty nedokončených strof; zleva: nejčastější forma přirozeně nedokončené strofy dialektu XIB, nedokončená strofa XIB použitá při vytváření playbackových nahrávek, nedokončená strofa ostatních dialektů**

## 2.4.2 Průběh pokusů

Playbackové experimenty probíhaly v červenci 2014 a od května do července 2015. Zpěv testovaného samce byl zaznamenáván pomocí nahrávacího zařízení Marantz PMD661 a směrového mikrofону Sennheiser ME67. Oba typy playbackových pokusů (vlastní – cizí dialekt) probíhaly vždy ve stejný den a jen s krátkým časovým odstupem. Proto nebylo nutné samce individuálně značit. Teritoria testovaných jedinců nebyla mapována. Samotný průběh pokusů byl následující:

Před začátkem experimentů byly nahrány 3 minuty spontánního zpěv testovaného jedince. Zvláště u samců z hraničních oblastí bylo nutné s jistotou určit, který dialekt je jedinci vlastní. Proto v případě, že se samec delší dobu ozýval jen neúplnými strofami, byl spontánní zpěv nahráván, dokud nahrávka nezachytila alespoň jednu strofu s úplným dialektem. Pro další zpracování byl použit třiminutový úsek před začátkem pokusu.

Po nahrání přirozeného zpěvu byl do teritoria instalován reproduktor Mipro MA101, zhruba 10 až 15 metrů od místa, kde strnad zpíval. Reprodukter byl umístěn do vegetace cca 1,5 metru nad zemí. Poté bylo přistoupeno k další části experimentu. Testovanému jedinci byla přehrána třiminutová playbacková nahrávka obsahující jeho vlastní nebo sousední dialekt. Playbackové nahrávky byly pouštěny ve formátu WAV pomocí bezdrátového přenosu z diktafonu Olympus LS-5. Všechny nahrávky pocházely od jedinců z jiných lokalit, aby bylo jisté, že se testovaní samci s původcem zpěvu nesetkali už dříve. Zároveň byla každá nahrávka použita pouze jednou, aby nedošlo k pseudoreplikaci (Kroodsma 1986; McGregor et al. 1992).

Během tří minut přehrávání playbacku a tři minuty následující po jeho skončení byla zaznamenána zpěvná a behaviorální reakce testovaného samce, které jsou podrobněji popsány v kapitole 2.4.3. Poté byl reproduktor přesunut na opačnou stranu od místa, kde se strnad ozýval před začátkem experimentu, ve stejné vzdálenosti a výšce jako při prvním pokusu, pokud to vegetace umožňovala. Po uplynutí minimálně 15 minut od konce prvního pokusu byl samec vystaven druhému typu playbacku (vlastní, resp. cizí dialekt) podle stejného designu. U dalšího testovaného jedince se stejným dialektem bylo pořadí stimulů (vlastní – cizí dialekt) otočeno a toto pořadí bylo pravidelně střídáno. Testovaní jedinci byli od sebe vzdáleni nejméně 500 m.

### 2.4.3 Zaznamenávané reakce

Pro vyhodnocování reakcí jedince během experimentu bylo použito několik proměnných. První tři hodnoty se vztahují ke dvěma typům vokální odpovědi – agresivnímu pískání a kontaktnímu volání:

- a) **počet písknutí za minutu**
- b) **počet písknutí celkem**
- c) **latence pískání** popisuje dobu od začátku playbacku, kdy jedinec začal varovně pískat
- d) **počet kontaktních volání**

Dalších pět proměnných zahrnuje behaviorální reakce:

- e) **minimální vzdálenost** představuje nejkratší vzdálenost, na jakou se testovaný jedinec přiblížil k reproduktoru
- f) **maximální stupeň reakce** vyjadřuje nejagresivnější zaznamenanou reakci podle kategorií v tabulce 1. – vzhledem k tomu, že při pokusech nebyla používána atrapa, samci neměli vhodný objekt, na který by mohli fyzicky útočit; nejvyšší zaznamenanou reakcí proto bylo hledání soka v těsné blízkosti reproduktoru
- g) **počet přeletů**
- h) **latence přeletů** je doba od začátku playbacku, kdy samec začal přeletovat
- i) **celková doba zájmu** popisuje čas, kdy testovaný jedinec jevil o nahrávku zájem
- j) **opětovný začátek zpěvu** představuje dobu od začátku playbacku, za kterou samec přestal na nahrávku agresivněji reagovat a začal znovu kontinuálně zpívat

Posledních pět proměnných udává čas, který samec strávil v dané vzdálenosti od reproduktoru

- k) méně než 5 m
- l) 5-10 m
- m) víc než 10 m

kategorie	popis chování
nezájem	nereaguje na stimul
zájem	projevuje zájem, píská, pohybuje se v okolní vegetaci apod.
přelet	přelétává kolem reproduktoru ve vzdálenosti větší než 1 m
nálet	míjí reproduktor ve vzdálenosti menší než 1 m
hledání soka	aktivně hledá soka v těsné blízkosti reproduktoru
fyzický útok	přímý fyzický kontakt

**Tab. 1 – přehled behaviorálních reakcí**

#### 2.4.4 Porovnání spontánního zpěvu a zpěvu během pokusu

Protože podle jedné z teorií souvisí počet koncových elementů s agresivní motivací strnadiho samce (Gruber & Nagle 2010), bylo také zjišťováno, zda se liší zpěv vyprovokovaný během pokusu od zpěvu spontánního. Někteří testovaní jedinci začínali zpívat už během přehrávání playbackové nahrávky, zatímco jiní, agresivnější samci



přestávali silně reagovat až několik minut po jejím skončení. Proto byly analyzovány vždy první tři minuty kontinuálního zpěvu po začátku playbacku, bez hledu na probíhající fázi experimentu. Z analýzy byli vyloučeni samci, kteří nezpívali dostatečně dlouho kontinuálně či na playbackovou nahrávku nereagovali.

V případě spontánního zpěvu i zpěvu během pokusu byly sledovány následující proměnné: **počet dokončených strof, počet nedokončených strof, počet strof obsahující pouze počáteční frázi a počet strof za minutu.**

## 2.5 Analýza dat

Nejprve byly proměnné vztahující se k vokální a behaviorální odpovědi použity v analýze hlavních komponent (PCA), která sloužila k základnímu zorientování se ve vztazích mezi jednotlivými veličinami. Pomocí faktorové analýzy s varimax rotací byl získán faktor, který byl spolu s původními proměnnými použit v dalších analýzách. Protože soubor dat obsahoval poměrně malý počet jedinců, byly použity neparametrické testy.

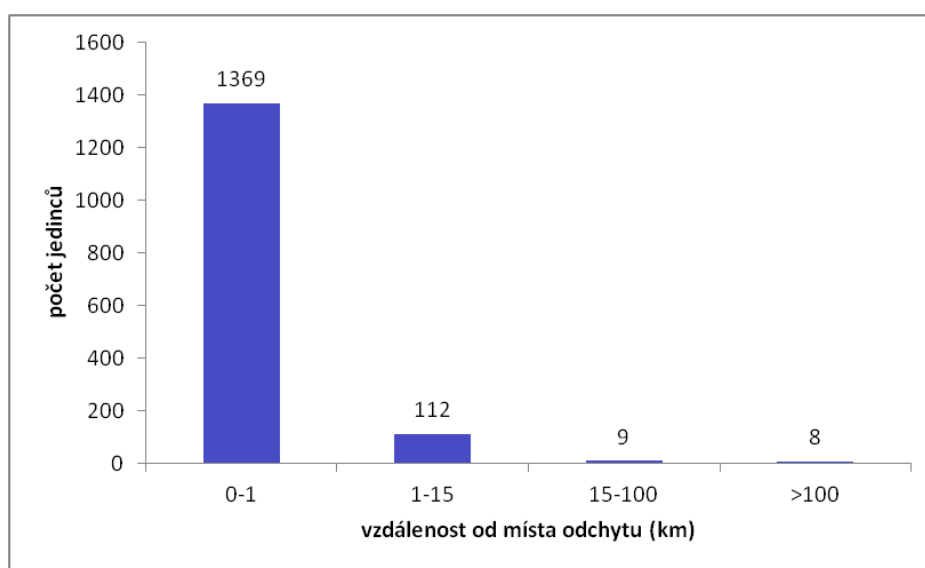
Protože playbackové pokusy probíhaly relativně brzy po sobě, byl v první řadě použit párový Wilcoxonův test ke zjištění, zda nebyl ovlivněn průběh druhých experimentů. U všech testovaných jedinců však mezi jednotlivými pokusy neuběhla stejně dlouhá doba, protože v některých případech se samec vzdálil mimo doslech či došlo k náhlému zhoršení povětrnostních podmínek, a další pokus tak musel být o chvíli odložen. Proto bylo na místě ověřit potenciální vztah mezi sledovanými proměnnými a časem, který uběhl mezi experimenty – za tímto účelem byl použit Spearmanův korelační koeficient. Protože se zde signifikantní vliv předchozího pokusu ukázal (viz kap. 3.3.2), byly do následujících analýz zařazeny pouze data z prvních pokusů. Srovnání reakcí na vlastní a cizí dialekt bylo provedeno pomocí Mann-Whitney U-testu, a to jak pro celkový soubor, tak zvlášť pro dílčí soubory: hraniční oblasti a centra dialektů.

Při porovnávání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu byly proměnné (viz 2.4.4) sledované před a během experimentu srovnávány párovým Wilcoxonovým testem. Do analýzy bylo zahrnuto 20 jedinců, kteří během pokusu reagovali na pouštěný stimul a zpívali nejméně 3 minuty.

## 3 Výsledky

### 3.1 Určení „centrálních“ oblastí dialektů

Z dostupných kroužkovacích dat vyplývá, že z 1498 strnadů bylo 91,4 % zpětně nalezeno v okruhu jednoho kilometru od původního místa odchytu. Ve vzdálenosti větší než 15 km se pohybovalo pouze 17 jedinců, což představuje 1,1 % z celkového počtu (obr. 6). Za „centrální“ oblasti tedy byly považovány lokality vzdálené alespoň 15 km od dialektové hranice.

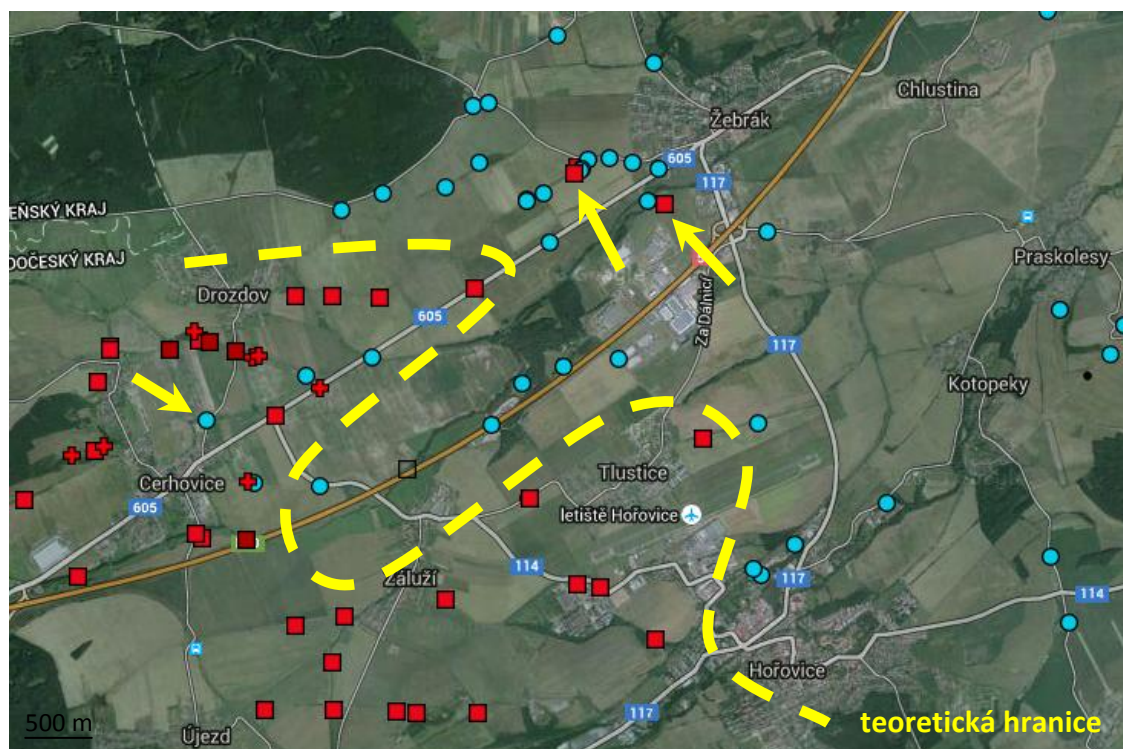


Obr. 6 – počet strnadů obecných nalezených v různých vzdálenostech od místa odchytu

### 3.2 Využití transektů při mapování dialektových hranic

Na jaře roku 2014 bylo podniknuto několik pokusů o mapování dialektové hranice pomocí lineárních transektů. Tento postup se však ukázal jako neefektivní, protože vzhledem k malému dosavadnímu zmapování oblasti nebylo možné s dostatečnou přesností určit, kudy prochází hranice dialektů. V mnoha případech tak většina jedinců na daném transektu zpívala jeden dialekt, zatímco samci s druhým dialektem byli zastoupeni jen minimálně. Navíc se oproti předpokladu na některých transektech jednotlivé dialekty nepravidelně střídaly. Detailnější zmapování lokality ukázalo, že toto střídání není následkem opakovaného protínání hranice. Přestože existují oblasti s výskytem jediného dialektu, přímo na hranicích těchto oblastí se dialekty prolínají a vytváří mozaiku. Na obr. 7 je patrné, že nelze stanovit hranici tak, aby se na jedné její

straně vyskytovali všichni jedinci specifického dialektu. I poměrně hluboko v oblasti, kde převažuje určitý dialekt, může dojít k výskytu druhého dialektu.



Obr. 7 – mapa oblasti Hořovice s vyznačenou teoretickou hranicí dialektů; šipky označují příklady ostrůvkovitěho výskytu jiného dialektu, než který v dané části převažuje

### 3.3 Současný vliv prostředí

#### 3.3.1 Lokalita Hořovice

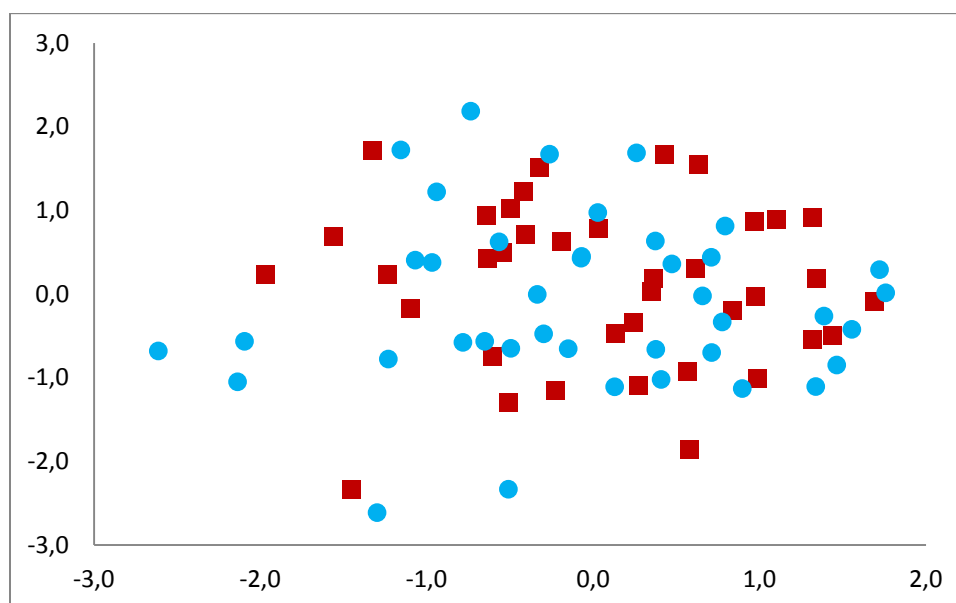
Na této lokalitě probíhalo mapování především v průběhu května až srpna 2014 a částečně také na jaře 2015. Celkem zde bylo pořízeno 110 nahrávek různých jedinců. Obecně však platí, že případy nacházející se blízko sebe jsou prostorově autokorelované (Spurná 2008). Do další analýzy bylo proto zahrnuto jen 78 samců, mezi kterými byla minimální vzdálenost 500 metrů, nebo nezpívali stejným dialektem.

Pro stanovení potenciálních diferencí v proměnných popisujících prostředí mezi dialekty jsem provedla sérii Mann-Whitney U-testů. Výsledky prezentované v tab. 2 ale neukazují žádný statisticky významný rozdíl mezi oběma dialekty. Také Spearmanův korelační koeficient neodhalil žádný vztah dialektu a některé z proměnných.

	<b>XIB (N = 38)</b>	<b>BhBI (N = 40)</b>	
	<b>medián (± SD)</b>	<b>medián (± SD)</b>	<b>p</b>
počet stromů	2,00 (± 0,99)	2,00 (± 1,11)	0,510
počet keřů	1,00 (± 1,06)	1,00 (± 0,82)	0,755
patrovitost	3,00 (± 0,60)	3,00 (± 0,59)	0,309
hustota porostu	2,00 (± 0,80)	2,00 (± 0,93)	0,949
hlučnost zástavby	1,00 (± 0,70)	1,00 (± 0,82)	0,454
vzdálenost zástavby	40,00 (± 164,60)	35,00 (± 166,84)	0,556
zástavba (%)	0,35 (± 8,85)	4,46 (± 12,89)	0,079
porost dřevin (%)	2,80 (± 17,12)	6,32 (± 16,99)	0,486
otevřená krajina (%)	84,11 (± 20,95)	72,30 (± 24,12)	0,228

**Tab. 2 – porovnání charakteristik prostředí na lokalitě Hořovice pomocí Mann-Whitney U-testů; žádný test není statisticky průkazný**

Faktorová analýza extrahovala 3 faktory (eigenvalue > 1). První faktor, vysvětlující 34,2 % variability, pozitivně koreloval s procentuálním zastoupením porostu a hustotou vegetace, a negativně s procentem přítomné otevřené krajiny. Nárůst faktoru 2 (24,6 %) odrážel vyšší intenzitu hluku a procento zástavby, a pokles vzdálenosti zástavby a množství keřů. Poslední faktor (11,6 %) negativně koreloval s množstvím stromů a patrovitostí. Faktorová skóre získaná prostřednictvím této analýzy jsem použila k vytvoření grafu (obr. 8), ze kterého lze vyčíst, že vzniklé faktory neoddělují jedince se stejným dialektem.



**Obr. 8 – bodový graf skóre prvních dvou faktorů získaných faktorovou analýzou charakteristik prostředí pro dialekty XIB (■) a BhBI (●); osy vysvětlují 34,2 % a 24,6 % variability**

### 3.3.2 Lokalita Chocẽ

Sběr dat na lokalitě Chocẽ probíhal od března do června 2015. Nicméně v době, kdy se strnadi věnovali zpěvu nejintenzivněji, bylo hlavní úsilí zaměřeno na playbackové experimenty. Podařilo se získat 53 nahrávek z různých míst v oblasti, po vyfiltrování příliš blízko umístěných bodů zůstalo pro další analýzy 38 jedinců. Protože tato oblast nebyla zmapována tak intenzivně jako lokalita Hořovice, byla minimální vzdálenost mezi dvěma datovými body zkrácena na 300 metrů, aby nedošlo k příliš velké ztrátě dat.

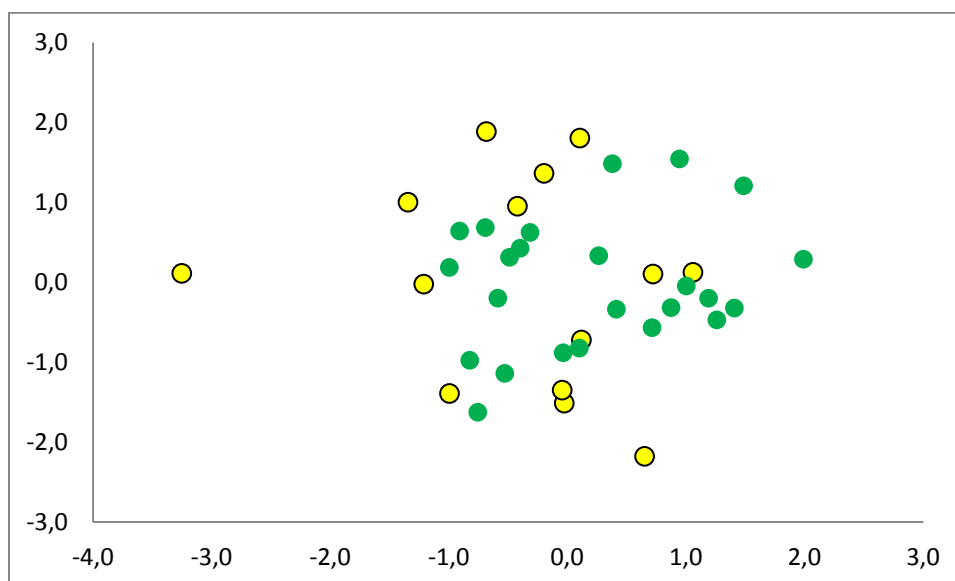
Srovnání hodnot charakterizujících prostředí mezi dialekty ukázalo jediný signifikantní rozdíl – jedinci zpívající dialekt BE jsou dál od zástavby, než samci s dialektem BC. V případě Spearmanových korelačních koeficientů se jako statisticky významná proměnná ukázalo procento zástavby v širším okolí. Tato korelace však byla pouze 0,33; žádná silnější korelace nebyla zaznamenána.

	<b>BC (N = 14)</b>	<b>BE (N = 24)</b>	
	<b>medián (± SD)</b>	<b>medián (± SD)</b>	<b>p</b>
počet stromů	1,50 (± 0,93)	2,00 (± 0,88)	0,064
počet keřů	1,00 (± 1,05)	1,00 (± 0,90)	0,848
patrovitost	3,00 (± 0,47)	3,00 (± 0,61)	0,943
hustota porostu	1,50 (± 0,89)	2,00 (± 0,78)	0,584
hlučnost zástavby	1,00 (± 0,74)	1,00 (± 0,82)	0,626
vzdálenost zástavby	<b>35,00 (± 160,36)</b>	<b>115,00 (± 142,50)</b>	<b>0,048</b>
zástavba (%)	5,20 (± 13,50)	0,00 (± 5,64)	0,059
porost dřevin (%)	13,90 (± 25,82)	20,26 (± 16,83)	0,514
otevřená krajina (%)	54,44 (± 31,49)	62,97 (± 16,07)	0,628

**Tab. 3 – porovnání charakteristik prostředí na lokalitě Chocẽ pomocí Mann-Whitney U-testů; tučně je zvýrazněn test s hladinou významnosti  $p < 0,050$**

Provedená faktorová analýza zredukovala proměnné na tři faktory (s eigenvalue > 1). Faktor 1 především negativně koreluje s intenzitou hluku a procentem zástavby, pozitivně se vzdáleností zástavby a vysvětluje 32,6 % celkové variability. Rostoucí zastoupení porostu dřevin a hustotou vegetace odráží druhý faktor (21,9 %), zároveň s klesajícím podílem otevřené krajiny. Třetí faktor, vysvětlující 14,5 % variability, koreluje negativně s množstvím křovin a pozitivně s množstvím stromů. Graf vytvořený

ze získaných faktorových skóre však ukazuje, že tyto faktory dialekty nijak neoddělují (obr. 9).



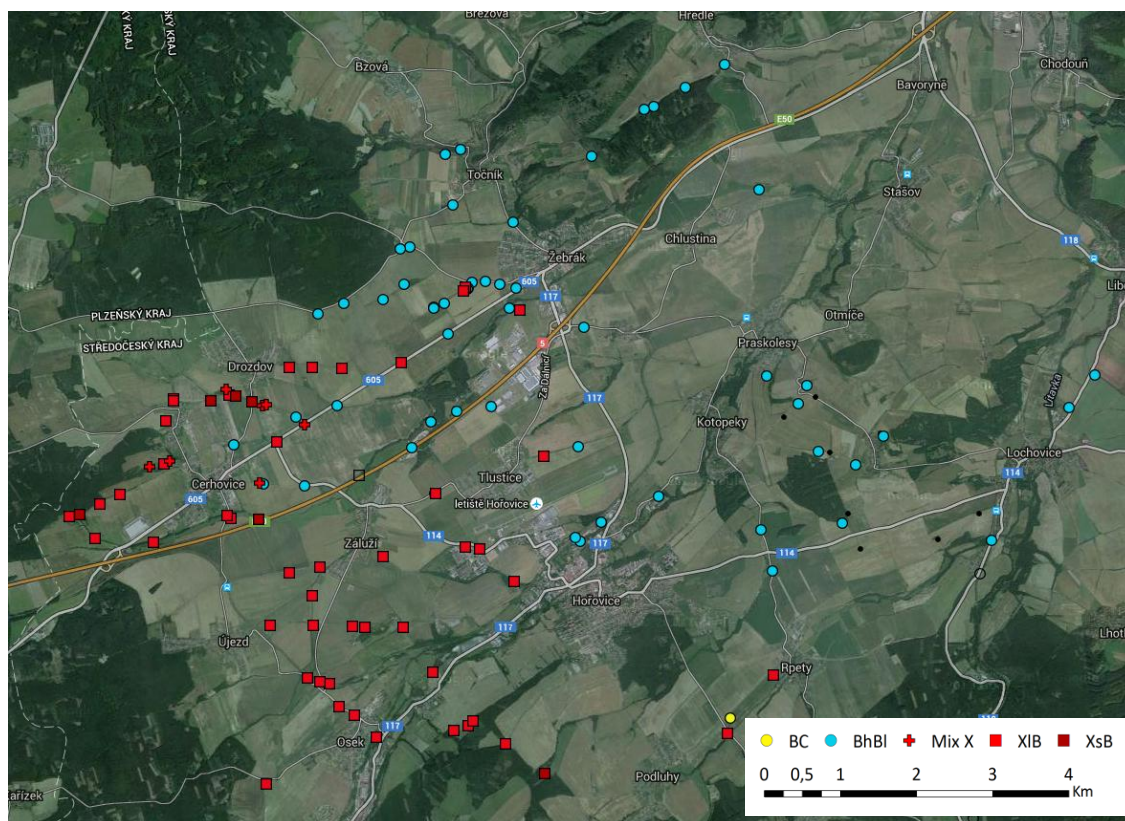
**Obr. 9 – bodový graf skórů prvních dvou faktorů získaných faktorovou analýzou charakteristik prostředí pro dialekty BC ( ● ) a BE ( ● ); osy vysvětlují 32,6 % a 21,9 % variability**





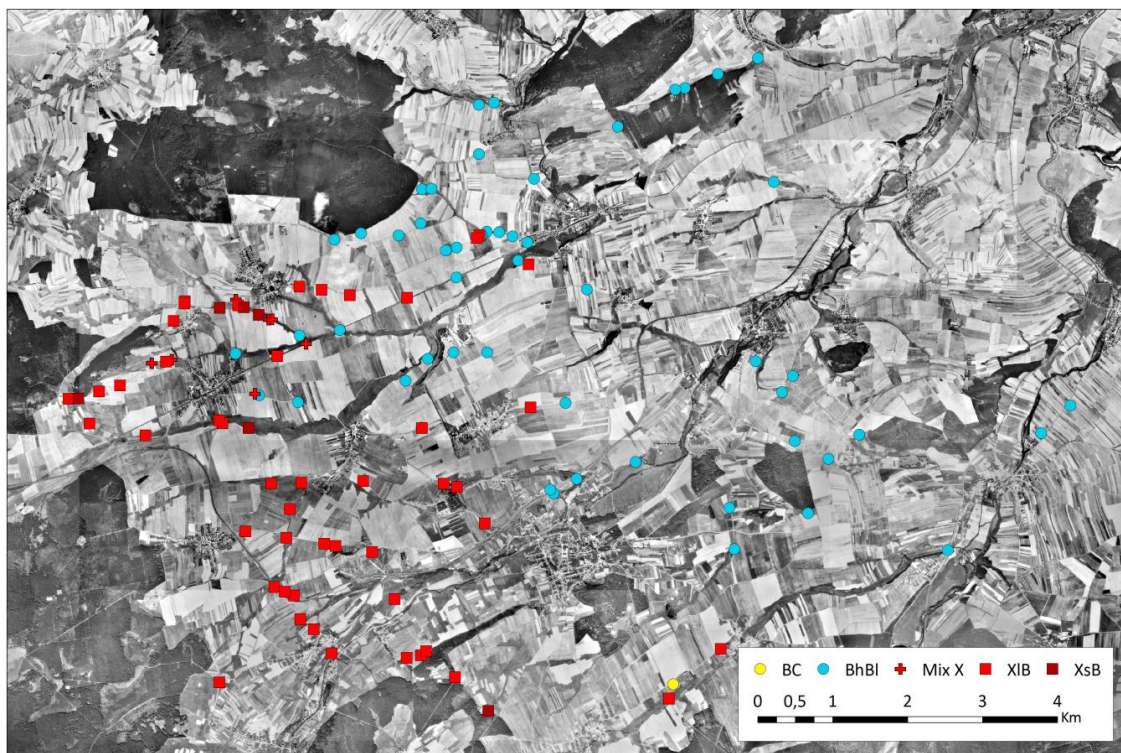
### 3.4 Vliv izolace

Mapa současné geografické distribuce dialektů pro lokalitu Hořovice (obr. 10) ukazuje, že v této oblasti se oba dialekty prolínají. Dialekt BC je na lokalitě Choceň situován především na jih od města, zatímco severní oblast zabírá téměř výlučně dialekt BE. V 50. letech 20. století bylo v obou oblastech více drobných polí a remízů (obr. 11 a 14), rozložení větších lesních celků nebo jiných výrazných krajinných prvků, které by potenciálně mohly hrát roli disperzních bariér, se však od konce 19. století výrazněji nezměnilo (obr. 12 a 15).

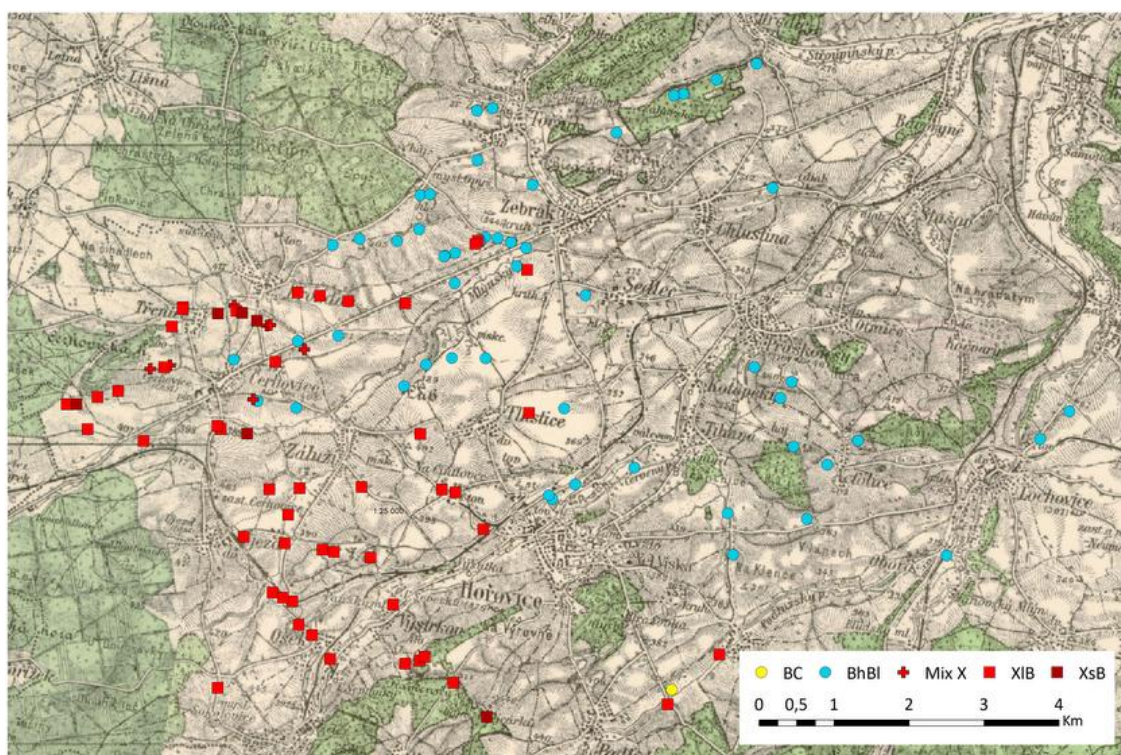


Obr. 10 – současná distribuce dialektů na lokalitě Hořovice



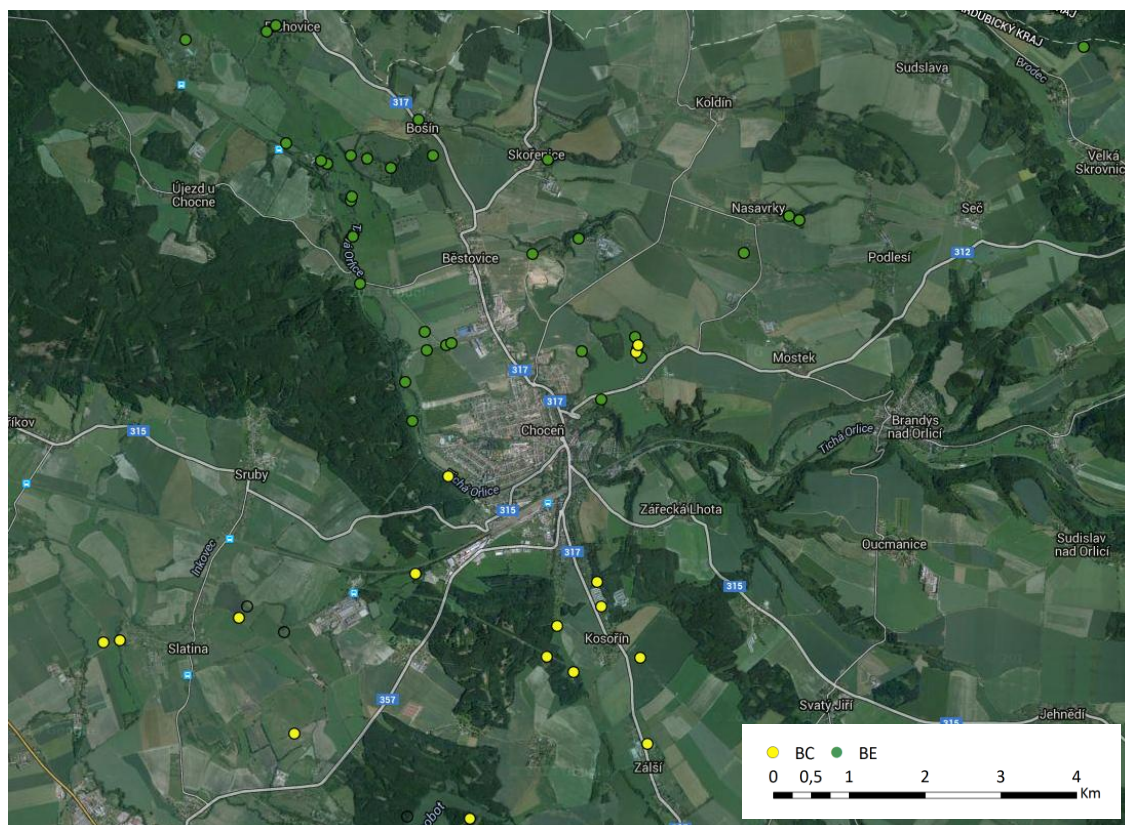


Obr. 11 – distribuce dialektů na lokalitě Hořovice v 50. letech 20. století; zdroj podkladové mapy - CENIA

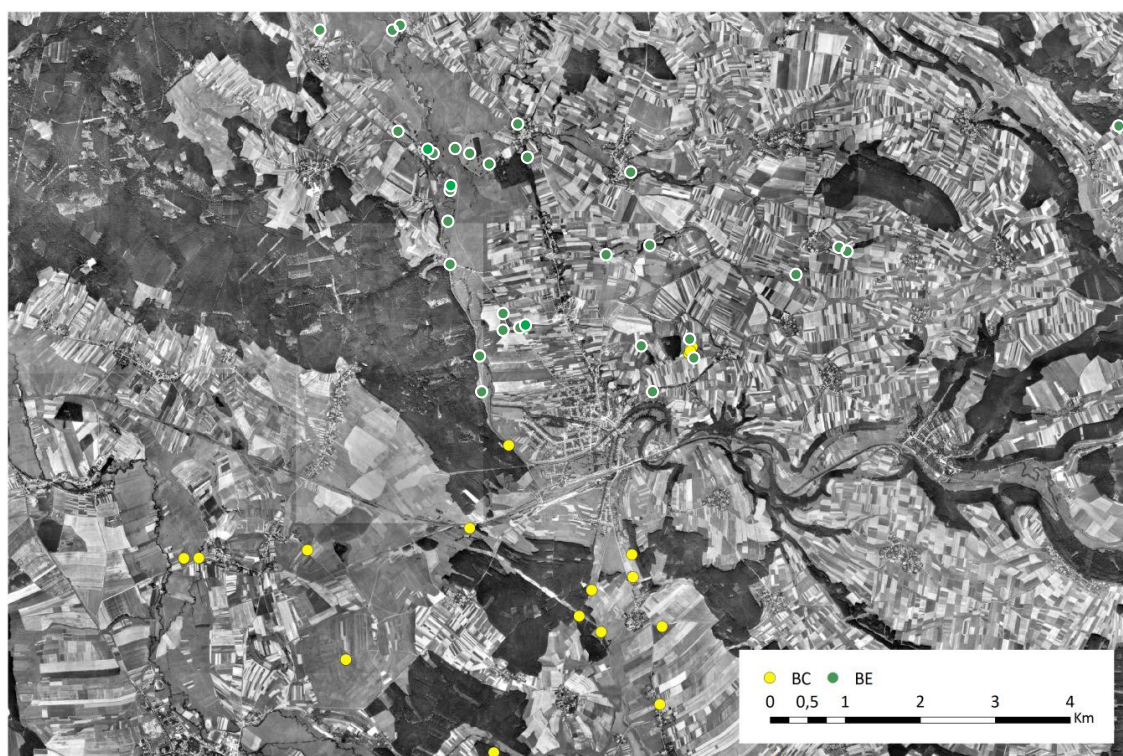


Obr. 12 – distribuce dialektů na lokalitě Hořovice na konci 19. století; zdroj podkladové mapy - CENIA



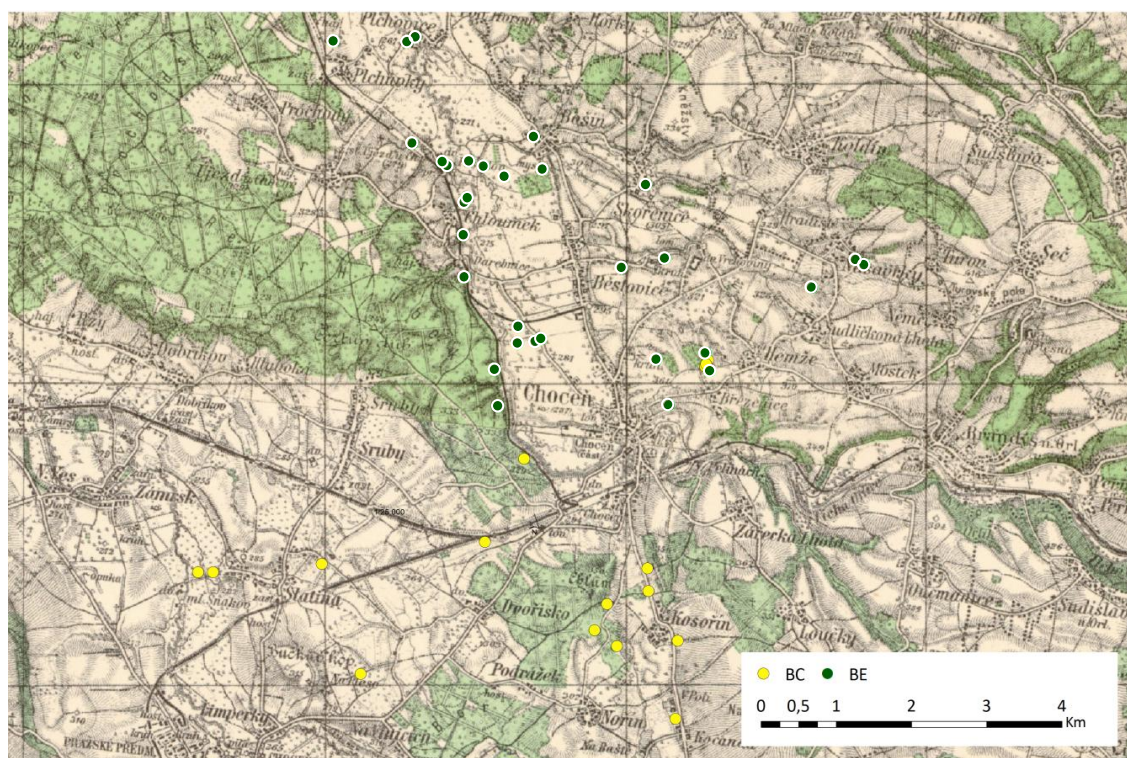


Obr. 13 – současná distribuce dialektů na lokalitě Chocení



Obr. 14 – distribuce dialektů na lokalitě Chocení v 50. letech 20. století; zdroj podkladové mapy - CENIA





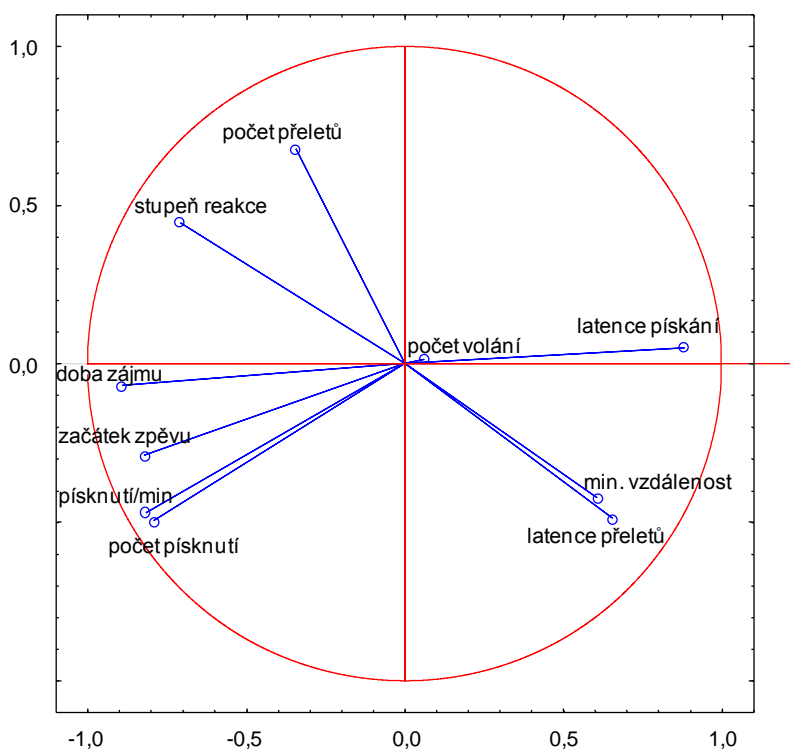
Obr. 15 – distribuce dialektů na lokalitě Chocení na konci 19. století; zdroj podkladové mapy – CENIA

### 3.5 Playbackové experimenty

V průběhu sezón 2014 a 2015 se podařilo na oba typy stimulu (vlastní, resp. cizí dialekt) otestovat celkem 45 samců. Z celkového počtu však muselo být sedm jedinců vyřazeno. Jednalo se zejména o případy, kdy v průběhu experimentu do teritoria testovaného strnada přilétl jiný samec, což obvykle vedlo k agresivnímu chování vůči tomuto samci a ztrátě zájmu o playbackovou nahrávku. Do dalších analýz tak bylo zahrnuto 38 jedinců, z toho 19 z lokalit na hranicích dialektů a 19 z centrálních oblastí.

#### 3.5.1 Analýza hlavních komponent

Proměnné vztahující se k vokálním a behaviorálním reakcím rozložila analýza hlavních komponent (PCA; viz obr. 11) následovně: první osa (PC1), která vysvětluje 49,8 % celkové variability (eigenvalue = 4,98), shrnuje většinu reakcí s výjimkou počtu přeletů a počtu kontaktních volání. Tyto proměnné se vztahují k druhé ose (PC2), vysvětlující 16,4 % variability (eigenvalue = 1,63). Je zřejmé, že první osa odráží nejpodstatnější složky agresivní odpovědi – jedinci, kteří se nepřiblížili k reproduktoru, také později začali reagovat pískáním i přelety. Naopak samci s agresivnější reakcí rychleji a více pískali, o playback déle projevovali zájem a později začínali kontinuálně zpívat. Druhá osa koreluje pouze s počtem přeletů, proto nebyla do dalších analýz zařazena.



Obr. 16 – první dvě ordinační osy analýzy hlavních komponent (PCA) znázorňující vztahy vokálních a behaviorálních reakcí; osy vysvětlují 49,8 % a 16,4 % variability

### 3.5.2 Ovlivnění průběhu druhých pokusů

Srovnání reakcí na první a druhý pokus v pořadí mělo odhalit, zda nedošlo k ovlivnění průběhu experimentu předchozí zkušeností s playbackem. Jak ukazují výsledky uvedené v tab. 4, mezi experimenty existuje významný rozdíl ( $p < 0,050$ ) v pěti proměnných. Během druhých pokusů trávili jedinci více času ve vzdálenosti do pěti metrů od reproduktoru, méně času nad 10 m, začínali dříve agresivně pískat, pískali intenzivněji a častěji kontaktně volali. Všechny uvedené rozdíly jsou statisticky průkazné.

Z vnějších příčin nebyl vždy časový interval mezi jednotlivými testy stejný (tyto hodnoty se pohybovaly v rozmezí 15 až 80 minut). Dále jsem proto zjišťovala, zda sledované proměnné nekorelují s časem uplynulým mezi pokusy – tedy zda k ovlivnění nedošlo pouze u jedinců, kterým byl druhý playback pouštěn nejdříve. Žádná významná korelace však nebyla nalezena (tab. 4), navíc u všech korelací byly  $p$  hodnoty větší než 0,150.

	<b>1. pokus (N = 38)</b>	<b>2. pokus (N = 38)</b>		<b>korelace</b>
	<b>medián (± SD)</b>	<b>medián (± SD)</b>	<b>p</b>	<b>s časem</b>
čas strávený pod 5 m od rep. (s)	<b>0,00 (± 31,50)</b>	<b>15,50 (± 62,31)</b>	<b>0,012</b>	-0,033
čas strávený 5-10 m od rep. (s)	53,00 (± 60,86)	73,50 (± 64,21)	0,298	0,093
čas strávený nad 10 m od rep.(s)	<b>64,50 (± 62,12)</b>	<b>24,00 (± 54,93)</b>	<b>0,010</b>	-0,061
minimální vzdálenost	5,50 (± 4,34)	5,00 (± 4,29)	0,441	-0,003
stupeň reakce	2,00 (± 1,18)	2,00 (± 1,13)	0,225	0,030
počet přeletů	3,00 (± 3,01)	2,50 (± 2,95)	0,431	-0,003
latence přeletů	46,50 (± 132,75)	35,50 (± 115,04)	0,136	-0,036
počet písknutí	13,00 (± 29,09)	28,00 (± 30,26)	0,139	-0,003
písknutí/min	<b>11,12 (± 11,22)</b>	<b>17,02 (± 11,18)</b>	<b>0,018</b>	-0,002
latence pískání	<b>72,50 (± 142,42)</b>	<b>37,00 (± 130,46)</b>	<b>0,028</b>	-0,050
počet kontaktních volání	<b>0,00 (± 6,30)</b>	<b>3,00 (± 10,18)</b>	<b>0,007</b>	0,079
celková doba zájmu	225,50 (± 113,58)	247,00 (± 97,88)	0,103	0,067
opětovný začátek zpěvu	242,00 (± 161,78)	253,00 (± 137,85)	0,713	0,108
PC1	-0,29 (± 2,31)	-0,64 (± 2,16)	0,429	-0,073

**Tab. 4 – porovnání reakcí na první a druhý pokus v pořadí pomocí párových Wilcoxonových testů a Spearmanovy korelační koeficienty s časovým intervalem mezi pokusy; tučně jsou zvýrazněny testy s hladinou významnosti  $p < 0,050$**

### 3.5.3 Testování reakcí na vlastní vs. cizí dialekt

Porovnání reakcí na různé dialekty mělo ověřit hypotézu tvrdící, že strnadi reagují na cizí dialekt agresivněji. Zvláště jedinci bez předchozí zkušenosti s určitým dialektem, tedy samci v centrálních oblastech, by podle této hypotézy měli na takový stimul reagovat výrazněji. Protože předcházející analýza ukázala, že došlo k ovlivnění druhých pokusů, byly do dalších statistických testů zahrnuty data z prvních experimentů. Také byli vyřazeni jedinci, kteří o první pouštěný stimul neprojeví zájem – zřejmě se jednalo o samce, jejichž samice už nebyla fertilní (Nowicki et al. 2002). Ze srovnání stimulů v rámci kompletního souboru dat vyplývá, že reakce na vlastní a cizí dialekt se v žádné sledované proměnné významně statisticky neliší (tab. 5). Stejně tak jedinci na hranicích ani v centrálních oblastech dialektů na žádný typ playbacku nereagovali odlišně (tab. 6). Protože byly všechny druhé pokusy ovlivněny stejným způsobem, pro kontrolu jsem aplikovala stejné testy také na tuto sadu dat. Ani v tomto případě jsem však nenalezla žádné signifikantní rozdíly.

	<b>vlastní dialekt (N = 19)</b>	<b>cizí dialekt (N = 16)</b>	
	<b>medián (± SD)</b>	<b>medián (± SD)</b>	<b>P</b>
čas strávený pod 5 m od rep. (s)	0,00 (± 59,99)	40,50 (± 46,97)	0,429
čas strávený 5-10 m od rep. (s)	77,00 (± 61,88)	50,50 (± 46,93)	0,280
čas strávený nad 10 m od rep.(s)	60,00 (± 58,38)	95,50 (± 61,25)	0,436
minimální vzdálenost	6,00 (± 4,15)	4,50 (± 4,13)	0,289
stupeň reakce	2,00 (± 0,96)	2,00 (± 1,09)	0,742
počet přeletů	3,00 (± 3,33)	3,00 (± 2,46)	0,559
latence přeletů	46,00 (± 121,70)	46,00 (± 110,50)	0,908
počet písknutí	17,00 (± 26,58)	18,50 (± 32,83)	0,605
písknutí/min	11,46 (± 10,64)	14,37 (± 11,94)	0,689
latence pískání	77,00 (± 142,20)	63,50 (± 124,18)	0,642
počet kontaktních volání	3,00 (± 7,64)	0,00 (± 4,91)	0,805
celková doba zájmu	248,00 (± 99,79)	234,00 (± 104,42)	0,540
opětovný začátek zpěvu	264,43 (± 123,23)	287,00 (± 180,00)	0,696
PC1	0,07 (± 1,91)	-0,93 (± 1,91)	0,198

**Tab. 5 – porovnání reakcí na vlastní a cizí dialekt pomocí Mann-Whitney U-testů; analýza zahrnuje všechny testované jedince; žádný z testů není statisticky průkazný**

	hraniční oblasti (N = 18)			centrální oblasti (N = 17)		
	vlastní	cizí	p	vlastní	cizí	p
	medián (± SD)	medián (± SD)		medián (± SD)	medián (± SD)	
čas strávený pod 5 m od rep. (s)	0,00 (± 52,06)	42,00 (± 55,33)	0,134	24,50 (± 69,96)	1,00 (± 37,81)	0,761
čas strávený 5-10 m od rep. (s)	96,00 (± 67,71)	49,00 (± 32,79)	0,256	49,50 (± 53,68)	54,00 (± 56,54)	0,700
čas strávený nad 10 m od rep.(s)	60,00 (± 65,27)	97,00 (± 51,61)	0,683	54,00 (± 51,71)	94,00 (± 70,47)	0,563
minimální vzdálenost	10,00 (± 4,62)	2,00 (± 3,05)	0,071	5,00 (± 3,42)	5,00 (± 4,68)	0,845
stupeň reakce	2,00 (± 1,01)	4,00 (± 1,29)	0,226	2,00 (± 0,92)	2,00 (± 0,83)	0,337
počet přeletů	4,00 (± 3,34)	3,00 (± 1,77)	0,679	3,00 (± 3,51)	2,00 (± 2,96)	0,438
latence přeletů	37,00 (± 132,00)	82,00 (± 113,58)	0,173	54,00 (± 114,70)	35,00 (± 111,66)	0,412
počet písknutí	17,00 (± 29,87)	42,00 (± 27,34)	0,296	15,50 (± 22,76)	7,00 (± 37,00)	0,961
písknutí/min	9,60 (± 11,85)	18,39 (± 9,58)	0,389	11,73 (± 9,07)	5,53 (± 13,19)	0,883
latence pískání	77,00 (± 125,41)	58,00 (± 104,86)	0,441	103,00 (± 166,29)	68,00 (± 140,17)	0,922
počet kontaktních volání	3,00 (± 6,42)	0,00 (± 2,70)	0,227	1,50 (± 9,54)	4,00 (± 5,86)	0,508
celková doba zájmu	248,00 (± 100,48)	243,00 (± 101,41)	0,821	233,00 (± 105,09)	213,00 (± 108,07)	0,665
opětovný začátek zpěvu	222,00 (± 147,10)	374,00 (± 143,97)	0,332	275,00 (± 95,03)	268,00 (± 204,81)	0,606
PC1	-014 (± 2,08)	-1,81 (± 1,83)	0,156	0,81 (± 1,86)	-0,66 (± 2,00)	0,519

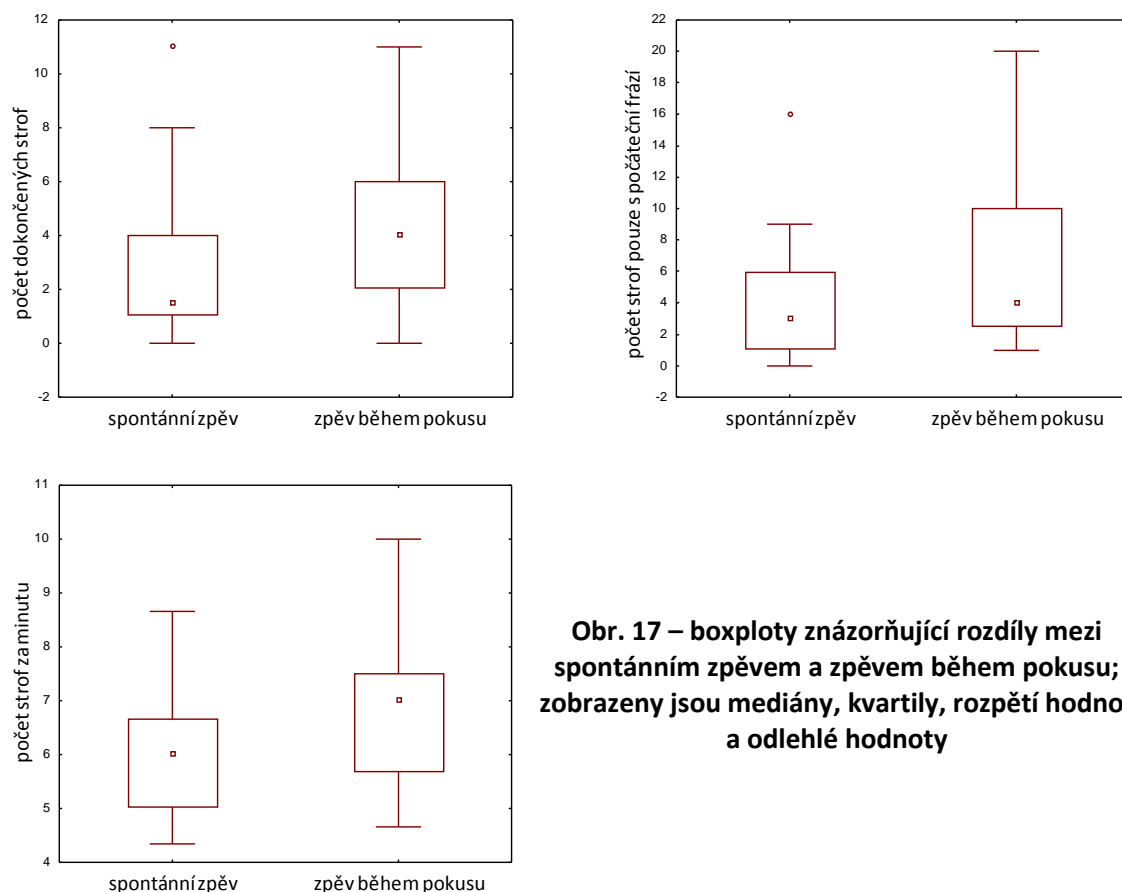
**Tab. 6 - porovnání reakcí na vlastní a cizí dialekt pomocí Mann-Whitney U-testů pro hraniční (levá část) a centrální oblasti (pravá část); žádný z testů není statisticky průkazný**

### 3.5.4 Srovnání spontánního zpěvu a zpěvu během pokusu

Po stimulaci playbackovou nahrávkou by vyprovokovaný samec mohl zvýšit frekvenci dokončených strof či obecně zpívat více strof za minutu. V analyzovaném souboru 20 jedinců se ukázalo, že samci v průběhu pokusu častěji zpívali úplné strofy a strofy obsahující pouze počáteční frázi, a také celkově navýšili počet strof zpívaných za minutu (tab. 7 a obr. 12). Z důvodu malého počtu jedinců nebylo možné porovnat změny ve zpěvu také v souvislosti s oblastí a typem přehrávaného stimulu.

	<b>spontánní zpěv</b>	<b>zpěv během pokusu</b>	<b>P</b>
	<b>medián (± SD) (N = 20)</b>	<b>medián (± SD) (N = 20)</b>	
počet dokončených strof	<b>1,50 (± 2,91)</b>	<b>4,00 (± 3,13)</b>	<b>0,037</b>
počet nedokončených strof	11,50 (± 6,57)	9,50 (± 4,65)	0,085
počet počátečních frází	<b>3,00 (± 4,10)</b>	<b>4,00 (± 5,09)</b>	<b>0,020</b>
počet strof/min	<b>6,00 (± 1,21)</b>	<b>7,00 (± 1,27)</b>	<b>0,007</b>

**Tab. 7 – srovnání spontánního zpěvu se zpěvem během pokusu pomocí párových Wilcoxonových testů; tučně jsou zvýrazněny testy s hladinou významnosti  $p < 0,050$**



**Obr. 17 – boxploty znázorňující rozdíly mezi spontánním zpěvem a zpěvem během pokusu; zobrazeny jsou mediány, kvartily, rozpětí hodnot a odlehlé hodnoty**



## 4 Diskuze

### 4.1 Mozaikovitá distribuce dialektů v jejich hraničních oblastech

Jedním z původních záměrů při řešení této práce bylo pokusit se zmapovat hranice dialektů strnada obecného pomocí lineárních transektů. Několik těchto mapování se uskutečnilo na začátku sezóny 2014. Hned z prvních pokusů však bylo zřejmé, že k jejich efektivnímu umístění je potřeba předchozí znalost přesné pozice hranice dialektů. Bez této vědomosti nezřídka docházelo k pouze malému přesahu do oblasti druhého dialektu. Pokud by se jednalo o jedinou překážku, stačilo by protáhnout transekt v jednom směru a posléze z něj pro další analýzu vybrat část tak, aby byly oba dialekty zastoupeny rovnoměrně. Nicméně nastávaly i situace, kdy se dialekty na transektu nepravidelně střídaly. To naznačovalo, že transekt neprochází kolmo na hranici a není tedy správně situován. Z těchto důvodů bylo přistoupeno k náhodnému vzorkování celé oblasti, které mělo pomoci určit polohu hranice.

Tento způsob mapování se ukázal jako velmi efektivní. Jeho prostřednictvím se za relativně krátkou dobu podařilo získat mnohem větší množství dat, než by bylo možné s pomocí transektů. Nedošlo však pouze k časovým úsporám – tímto způsobem bylo jenom na lokalitě Hořovice získáno 78 datových bodů. Ke stejnému počtu by bylo zapotřebí osmi transektů, které by se v oblasti ovšem jen velmi těžko umísťovaly. Jak se totiž dále ukázalo, dialektové hranice nejsou geograficky nijak striktně oddělené a jedinci zpívající jeden či druhý dialekt jsou zde rozmístěni mozaikovitě. Kvůli tomuto prolínání tak nelze striktně říct, kudy přesně hranice prochází, přestože s malým měřítkem je tato hranice zdánlivě jasná (viz např. Kaiser 1983; Hansen 1985; Frauendorf 1994). Při větším přiblížení a dostatečně podrobném zmapování ovšem určitou agregovanou, leč dost promíchanou distribuci dialektů zaznamenal už Møller (1982).

V případě strnada obecného by disperzi mohly znesnadňovat např. města a lesy, nebo také rozsáhlé oblasti polí a luk bez vhodných posedů a míst k hnízdění. Při pohledu na mapy je však jasné, že na studovaných lokalitách tyto krajinné prvky jako úplné bariéry nefungují a rozložení dialektů jimi zdůvodnit nelze. Na lokalitě Hořovice (obr. 10) se oba dialekty potkávají zcela volně a disperzi může částečně komplikovat jedině samotné město. Proti působení bariér v této oblasti mluví i skutečnost, že v průběhu léta 2015 došlo k náhlému výskytu jedince s dialektem BC v jižní části

lokality, kde byl předcházející rok zaznamenán pouze dialekt XIB. Nejbližší další pozorování dialektu BC se přitom nachází ve vzdálenosti 16 kilometrů. Přestože oblast mezi těmito dvěma výskyty není zmapována, naprostou většinu plochy zde zabírají rozsáhlé lesní porosty, tedy přesně takové prostředí, o jakém by se dalo uvažovat jako o potenciální disperzní bariéře. S ohledem na objevení dalšího dialektu byly playbackové pokusy použité v další analýze prováděny v severní části lokality.

Zdá se, že ve východní části lokality Chocení (obr. 13) souvislý pás lesa a město do určité míry zamezují prolínání obou přítomných dialektů. Na západě nebyl získán dostatečný počet nahrávek, nicméně ve zmapované části se nachází remíz, ve kterém se střídají jedinci obou dialektů. Je tedy pravděpodobné, že při lepším zmapování by se v této oblasti také objevila podobná mozaika, jako v Hořovicích – přestože s jistotou to říci nelze.

Ani v historii nebyla situace, co se možných bariér týče, o mnoho jiná na žádné z obou lokalit. Ještě v 50. letech bylo před kolektivizací v obou oblastech mnoho drobných poliček. To s sebou neslo i více pásů křovin a remízů na jejich okrajích, tedy pro strnada vhodných prostředí (Procházka 2011). Z pohledu větších lesních celků, kterým se strnada jakožto pták otevřené krajiny vyhýbá a vyskytuje se pouze na jejich okrajích, se však situace příliš nezměnila. K významným změnám nedošlo ani od konce 19. století. Nicméně přestože hranice dialektů zůstávají víceméně stabilní i několik desetiletí (Hansen 1999; Harbison et al. 1999; Nelson et al. 2004), bylo by skutečně pozoruhodné, kdyby historická izolace měla na rozložení dialektů vliv i po více než sto letech.

Absence geografických bariér, které by odpovídaly hranicím dialektů strnada obecného, pozorovaná v této práci se shoduje s výsledky dalších studií v Dánsku a Německu (Hansen 1985; Glaubrecht 1989). Možnost původu a udržování dialektů pomocí izolace diskutovali už Baker (1975) a Payne (1981b), nicméně důkazy podporující tuto hypotézu jsou sporé. Přítomnost geografických hranic se například nepodařilo spojit ani s dialekty timálie yunanské (*Alcippe morrisonia*; Shieh 2004). Navíc podle Mundingera (1975) jsou „pravé dialekty“ takové, kde jsou populace kontinuální a neodděluje je žádná bariéra.

## 4.2 Vliv prostředí

Historická izolace není samozřejmě jedinou hypotézou, která se pokouší vnést světlo do mechanismu udržování dialektů. Pokud odmítneme přijmout názor, že dialekty jsou

pouze náhodným epifenomémem bez adaptivního významu (Andrew 1962; Wiens 1982), zůstanou nám tři okruhy možných vysvětlení – genetika, prostředí a sociální interakce. Protože se však strnad obecný řadí k druhům, které se svůj zpěv učí (Schön 1989), nezdá se smysluplné hledat v jeho případě významnější podíl genetiky na podobě dialektů. Mimo to Neye (2006) ve své práci dospěla k závěru, že u tohoto druhu probíhá genetický tok i přes dialektové hranice.

Každé prostředí degraduje zvuk trochu jiným způsobem (Morton 1975), proto by se určitý dialekt mohl vyskytovat v prostředí, ve kterém se přenáší nejlépe (Morton 1975; Date & Lemon 1993). Například u strnádce ranního (*Zonotrichia capensis*) se ukázalo, že dialekty v lesních biotopech jsou charakterizovány pomalejšími trylky s nižší minimální frekvencí, než jaké lze najít otevřené krajině (Handford 1981; Tubaro et al. 1993). Delší zpěvy s nižší frekvencí se v hustších habitatech našli i u lejskovce madagaskarského (*Terpsiphone mutata*; van Dongen & Mulder 2006). Prostředí by také mohlo podílet na výsledné podobě zpěvu u střízlíka pokřovního (*Thryomanes bewickii*; Kroodsma 1985). Na druhou stranu Payne (1987) nenašel žádné konzistentní biotopové rozdíly mezi dialekty ani u atláska malého (*Vidua chalybeata*), ani v případě atláska tmavého (*Vidua purpurascens*). Strnad obecný sice neobsazuje tak jasně rozlišitelné habitáty jako strnadec ranní, nicméně vliv prostředí zde nelze předem vyloučit. Odlišným biotopem není možné vysvětlit rozložení strnadích dialektů obecně, ale preference specifického prostředí by přesto mohla hrát roli v rámci dialektových hranic. Hypotéza adaptace na prostředí totiž jako jediná predikuje opakovaný nespojitý výskyt dialektů – pokud se určitý typ zpěvu nejefektivněji šíří v určitém habitatu, měl by se v daném prostředí objevovat i jinde (Rothstein & Fleischer 1987).

Výsledky této studie ovšem tuto teorii nepodporují. Na Choceňsku se sice projevil jistý rozdíl v tom, že samci s dialektem BE se nacházeli dál od zástavby, a projevil slabý vztah s procentuálním zastoupením zástavby v širším okolí - tento výsledek však patrně není dostatečně reprezentativní. Na vině je poměrně malé množství nahrávek, které bylo na této lokalitě získáno, a skutečnost, že data s dialektem BC tvoří pouze třetinu celkového počtu. Je možné, že strnadi se zde vyskytují v nižší denzitě, nicméně populační hustota nebyla sysematicky sledována. Došlo také k nerovnoměrnému zmapování oblasti, kdy většina údajů o dialektu BE pochází z oblasti meandrů na severu. Meandry na jihovýchod od města, kde se pravděpodobně bude vyskytovat i dialekt BC, se z časových důvodů zmapovat nepodařilo. Navíc obecně by zástavba při formování podoby dialektu mohla sehrát největší roli přes antropogenní hluk – a to

zvýhodněním buď vyšších frekvencí, nebo těch elementů, které lze produkovat hlasitěji s vynaložením menšího úsilí (Brumm 2004; Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006). V tomto případě se však vztah s hlukem zástavby neprokázal jako statisticky průkazný a navíc si lze jen těžko představit odlišný vliv hluku v případě daných dialektů.

Na lokalitě Hořovice nebyl nalezen žádný rozdíl mezi habitaty, které obývají jedinci s odlišným dialektem. Kromě toho byla na obou lokalitách pozorována místa, jako např. pásy křovin či remízky, kde sousedila teritoria několika strnadů. Část z nich přitom zpívala jeden dialekt, zatímco zbytku byl vlastní druhý dialekt. Vzhledem k tomu se v případě strnada jeví jako nejpravděpodobnější mechanismus udržování dialektů sociálních interakce.

### **4.3 Vliv sociálních interakcí**

Jedním z dalších cílů této práce bylo ověřit, zda samci strnada obecného skutečně reagují na různé dialekty odlišně. Naše výsledky však tuto hypotézu nepodporují – nenašly se žádné významné rozdíly v reakcích na vlastní a sousední dialekt. Odpovědi na rozdílné dialekty se nijak nelišily dokonce ani v případě jedinců, pro které byl druhý dialekt zcela neznámý. A také samci z hraničních oblastí, kteří se s oběma dialekty běžně setkávají, reagovali na oba stimuly identicky.

Hansen (1984) však ve své studii došel k závěru, v případě strnada obecného reagují samci agresivněji na cizí dialekt. Rozpor mezi mými a Hasenovými výsledky by mohl být dán tím, že v původní studii byly kromě lokálního dialektu XIB použity playbacky obsahující pouze nedokončené strofy s jediným elementem B, které autor považoval za jiný dialekt. Jedinci s dialektem XIB (resp. XsB) mohou ojediněle zpěv nedokončovat i tímto způsobem, přestože častěji element B vynechávají (viz obr. 5). V každém případě nahrávky označované jako „cizí dialekt“ neobsahovaly dostatečnou informaci o dialektu. Nicméně zůstává otázkou, proč by samci měli agresivněji reagovat na nahrávky zcela bez dokončených strof. Přestože element B je považován za hlavní prvek zodpovědný za zvýšenou agresivní reakci, nejsilnější teritoriální odpověď obvykle vyvolávají kompletní strofy (Gruber & Nagle 2010). Není však zcela jasné, odkud pocházely nahrávky použité při tvorbě playbacků. Hansen pouze uvádí, že vyloučil všechny nahrávky obsahující počáteční fráze shodné s počátečními frázemi, které se vyskytují ve studované oblasti. Je tedy možné, že přes svou snahu zařadil mezi stimuly i samce, se kterými měli testovaní jedinci předchozí zkušenost.

Na druhou stranu je třeba říci, že ani metodika použitá v této studii nemusí být zcela vyhovující. Problematické je především situování reproduktoru. Nelze vyloučit, že v některých případech došlo k jeho umístění blíže centru teritoria. U několika druhů bylo dokázáno, že samci reagují na zpěv ozývající se z centra teritoria výrazně agresivně bez ohledu na pouštěný stimul, přestože odpovědi na tyto zpěvy se na okraji teritoria liší (Wunderle 1978; Giraldeau & Ydenberg 1987). Testování strnadi tak mohli na tuto přímou hrozbu odpovídat se zvýšenou agresivitou bez ohledu na typ dialektu. Nicméně stejný způsob umisťování reproduktoru s úspěchem využívaly i jiné studie (např. Baker et al. 1981; Osiejuk et al. 2007; Valderrama et al. 2013). Vzhledem k počtu testovaných samců lze navíc očekávat, že případný vliv polohy reproduktoru by nehrál roli ve všech případech. Pokud by u samců byly tendence reagovat na cizí a vlastní dialekt odlišně, mělo by se to projevit alespoň jako slabý, byť statisticky nevýznamný trend. Přestože by vymapování teritoria každého testovaného samce před playbackovými pokusy bylo ideální, z časových důvodů to bylo nemožné. I u strnadů pozorovaných po celou hnízdní sezónu bylo stále mnohem jednodušší určit preferovaná místa zpěvu než odhadnout rozlohu teritoria (Petrusková, os. sděl.). I proto bylo od mapování teritorií v této práci upuštěno.

Jistý vliv mohla mít také vegetace v samcově teritoriu - testování jedinci patrně přizpůsobovali své chování podle toho, zda byl reproduktor umístěn v osamoceném malém keři, nebo v souvislém porostu. V prvním případě samci obvykle trávili více času přelety a v samotném keři se zastavovali až po konci playbacku (osobní pozorování). Je možné, že bez možnosti postupného přibližování se tímto způsobem snažili nejprve odhadnout sílu a motivaci vetřelce. Na druhou stranu ovšem někteří samci během přehrávání nahrávky i po něm usedali i na zem bez viditelného snížení agresivity. Nelze tedy vyloučit, že více přeletující jedinci byli pouze slabší, méně agresivní či méně motivovaní. U několika druhů bylo například zaznamenáno, že síla agresivních odpovědí se mění v průběhu roku (Yahner & Ross 1995; Hyman 2005; Mori et al. 2014). Například v době, kdy je samice fertilní, mají samci tendenci méně reagovat na playback a místo toho si více hlídat partnerku (Nowicki et al. 2002). V případě této práce nejevili strnadi o playbacky zájem na začátku sezóny, kdy zřejmě nebyly přesně ustanoveny hranice teritorií. Snahy o provedení playbackových experimentů se odehrávaly průběžně od února, nicméně všechny úspěšné pokusy proběhly v době od května do července. To se shoduje s dřívějším pozorováním, kdy strnadi také na playbacky reagovali pouze během těchto tří měsíců (Hiett & Catchpole

1982). Všechny experimenty tedy proběhly v období, kdy strnadi na playbacky reagují nejochotněji.

Bylo by tedy na místě porovnávat reakci na domácí a cizí dialekt párově, tedy vždy srovnávat odpovědi jednoho samce. Naneštěstí se v této práci ukázalo ovlivnění druhých experimentů předchozím vystavením playbackové nahrávce. S tímto problémem se musela potýkat i Hansenova studie, kde byly intervaly mezi jednotlivými playbacky ještě kratší. Pravděpodobně by k zamezení takového ovlivnění bylo nutné provést druhý pokus následující den. To by vyžadovalo značení samců buď barevnými kroužky, nebo jejich rozpoznávání pomocí počátečních frází, které jsou pro jedince unikátní (Hansen 1999; Caro et al. 2009). Bylo prokázáno, že akustický monitoring se dá s úspěchem použít pro přesnou identifikaci samců lindušky lesní (Petrusková et al., nepublikováno) a je pravděpodobné, že v případě strnada obecného by se tato metoda dala rovněž aplikovat.

Asymetrie při vzájemných střetech mezi samci se může projevit tak, jak pozoroval Hansen – tedy že samci agresivněji reagují na cizí dialekt. Následkem takového chování by byla skutečnost, že pokud by se jedinec usadil v oblasti svého domácího dialektu, spotřebovával by při obraně teritoria méně času i energie, než v sousední oblasti (Baker et al. 1981). Takové úspory by vedly k setrvání v rámci dialektových hranic a vnitropohlavní agresivita by tak podporovala určitou izolaci dialektů. Jakkoli je však tato teorie intuitivní, dosavadní experimenty jí mnoho podpory nepřinesly. Až na několik výjimek (Baker et al. 1981; Petrínovich & Patterson 1981; Hansen 1984) došla většina studií k opačnému závěru, tedy že samci odpovídají výrazně agresivněji na svůj vlastní dialekt. Jedním z následků by pak mohlo být například to, že pro samce s cizím dialektem je těžší udržet si teritorium, protože jejich zpěv nestačí k odrazení rivalů (Petrínovich & Patterson 1981; Searcy et al. 1997). Trend silnější reakce na známý dialekt se projevil u řady druhů pěvců, například lemčíka zlatého (*Prionodura newtoniana*; Westcott & Kroon 2002) či strdimila palestinského (*Cinnyris osea*; Leader et al. 2002), ale také u papouška amazoňana žlutokrkého (Wright & Dorin 2001). Tradičně sporné jsou výsledky u strnadce bělokorunkatého, nicméně i u tohoto druhu převažuje zjištění, že silnější teritoriální reakci vyvolává dialekt, který se v dané oblasti běžně vyskytuje (Milligan & Verner 1971; Tomback et al. 1983; Nelson & Soha 2004a).

Mohlo by se zdát, že v této situaci nemají dialekty šanci se udržet. Avšak u všech výše zmíněných druhů lze přesto najít jasné hranice, které různé dialekty vymezují. Pro

vysvětlení této skutečnosti byly kromě teorií vztahujících se ke konkrétní situaci navrženy také dvě obecné hypotézy. První z nich předpokládá, že jedinci mají svůj dialekt zafixovaný jako představu, jak vypadá standardní druhový zpěv, a na cizí dialekt odpovídají slaběji, protože se od této představy liší (Dabelsteen & Pedersen 1992; Nelson 1998). Podle této teorie je tedy tato reakce neadaptivním důsledkem způsobu učení zpěvu (Melman & Searcy 1999).

Druhé vysvětlení se zakládá na domněnce, že cizí samci jsou lokálními samicemi při párování natolik diskriminováni, že pro místní samce představují jen malou hrozbu (Rothstein & Fleischer 1987). Několik studií (např. Baker 1983; MacDougall-Shackleton et al. 2001; O’Loghlen & Rothstein 2003) skutečně poskytlo důkazy, že samice upřednostňují lokální dialekt, přestože některé další našly preferenci opačnou či vůbec žádnou (např. Petrinovich & Patterson 1981; Nelson & Soha 2004b).

Jak vyplývá z výše uvedeného, mnoho prací dokazuje, že samci reagují na různé dialekty odlišně. Část studií (Baker et al. 1981; Hansen 1984; Wright & Dorin 2001; Nelson & Soha 2004a) však sledovala poměrně malý počet proměnných, v Hansenově případě dokonce pouze počty strof, kontaktních a agresivních volání. Výsledky této práce žádný rozdíl v odpovědích na oba stimuly neukazují i přesto, že jsme porovnávali celou řadu behaviorálních i vokálních reakcí. Existuje poměrně málo studií, které došly ke stejnému závěru (takovou výjimkou je např. Valderrama et al. 2013). Nedostatek těchto prací však může být způsoben tím, že publikace podobných negativních výsledků není dosud běžným zvykem.

Nabízí se však alternativní vysvětlení, a sice že u strnada obecného se dialekty a jejich hranice mohou udržovat pomocí samičích preferencí. Baker et al. (1987) vskutku pozorovali, že samice dávají přednost svému domácímu dialektu před neznámým. Otázka, proč dochází k takovému asortativnímu párování nebyla dosud uspokojivě vysvětlena. Je možné, že samcova schopnost produkovat místní dialekt je spolehlivý signál samcovy kvality („honest signal“), a samci zpívající odlišnou formu jsou buď juvenilové, nebo imigranti (Rothstein & Fleischer 1987). V obou případech půjde zřejmě v porovnání s dlouhodobými dospělými rezidenty o horší jedince (Craig & Jenkins 1982). Protože strnadi se učí zpěv během svého prvního roku (Schön 1989; Wonke & Wallschläger 2009), imigranti s nesprávným dialektem zřejmě nebyli schopni udržet si teritorium v původní oblasti. K ověření této hypotézy by ale bylo třeba dalších experimentů se samicemi pocházejícími z hraničních oblastí.

#### 4.4 Poměr dokončených strof a intenzita zpěvu

V následné analýze zpěvu vyšlo najevo, že samci vydráždění domnělým vetřelcem zpívali více strof za minutu. Produkovali také mnohem častěji kompletní strofy, a překvapivě i strofy obsahující pouze počáteční frázi.

Celková produkce zpěvu je obecně považována za znak vypovídající o samcově kondici a kvalitě, a její nárůst v agresivních situacích za způsob, jakým jedinec svou kvalitu zdůrazňuje (Radesäter et al. 1987; Saino et al. 1997; Ballentine et al. 2004). U mnoha druhů pěvců bylo dokázáno, že jedinci zvyšují počet zpěvů či různých jeho komponentů během doby, kdy se chovají agresivně. Velmi často lze tento jev najít u druhů, v jejichž zpěvu se vyskytují trylky, které jsou samy o sobě strukturami fyzicky náročnými na produkci (DuBois et al. 2008; Vehrencamp et al. 2013; Petrusková et al. 2014). V reakci na soupeře se však může zvyšovat i rychlost produkce slabik, jako je tomu například u budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*; Linhart et al. 2013) či zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*; Funghi et al. 2015). A vyprovokovaný slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) navýší celkový počet zpěvů za minutu („song rate“) tím, že zkrátí intervaly mezi jednotlivými zpěvy (Sprau et al. 2012).

Při agresivních střetech s rivaly jsou také poměrně běžné změny v délce zpěvu. Samci velmi často zpěvy spíše zkracují, což bylo pozorováno mimo jiné u pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*; Heymann & Bergmann 1988), budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*; Järvi et al. 1980) a u dvou druhů rákosníků, velkého (*Acrocephalus arundinaceus*; Catchpole 1983) a ostřicového (*Acrocephalus arundinaceus*; Catchpole & Leisler 1989). Existují ale i druhy, které ve vypjatých okamžicích zpěv naopak prodlužují. Mezi takové druhy patří papežík indigový (*Passerina cyanea*; Beckett & Ritchison 2010) a dlaskovec modrý (*Passerina caerulea*; Lattin & Ritchison 2009).

V případě strnada obecného mají kompletní strofy potenciál hrát roli agresivního signálu. Zdá se, že dokončené strofy splňují dvě ze tří navržených znaků agresivního signálu (Searcy & Beecher 2009). Dřívější studie ukázala, že samci nejsilněji odpovídají právě na úplné strofy (Gruber & Nagle 2010), a tedy na ně jednoznačně reagují (kritérium odezvy). A podle výsledků této práce je při agresivním vyladění sami častěji využívají (kritérium kontextu). Nicméně dosud nebyly předloženy důkazy o posledním znaku, tedy že produkce úplných strof předvídá eskalaci konfliktu.



Je zajímavé, že strnadi samci v reakci na rivala zpívali také více strof obsahující pouze počáteční frázi. Tento typ vyvolává jednu z nejmenších reakcí (Gruber & Nagle 2010) a je tedy nejméně agresivní. Po konfrontaci s playbackem se však většina počátečních frází během kontinuálního zpěvu objevovala především na jeho začátku, a většinou navíc jen ve zkrácené podobě. To by naznačovalo, že tyto stručné verze jedinci využívali jako jakýsi přechod mezi ostatními vokálními reakcemi a zpěvem. Pravděpodobně nejsilnějším signálem je nicméně agresivní pískání, zatímco zpěv je spíše uvolněnější způsob obrany teritoria (Hansen 1984; osobní pozorování).

## 5 Závěr

Z výsledků této diplomové práce vyplývá, že dialekty strnada obecného tvoří na svých hranicích mozaiku. V oblastech, kde se dialekty potkávají, dochází k jejich prolínání a hranici tedy nelze geograficky striktně vymezit. Na rozhraní se mohou objevovat „izolovaní“ jedinci jednoho dialektu i v místech, kde dominuje jiný dialekt. Vzhledem k tomu se náhodné vzorkování oblasti ukázalo jako efektivnější metoda mapování, než linéární transekty.

Umístění dialektových hranic nelze vysvětlit izolací ani v současné době, ani v minulosti. Rozložení dialektů sice v některých místech koresponduje s pozicí měst a lesních porostů, častěji se však dialekty na hranicích setkávají zcela neomezeně. Výsledky také naznačují, že strnadi jsou schopni tato potenciální disperzní omezení překonávat. Na obou studovaných lokalitách sice v průběhu historie docházelo ke změnám v krajině, žádná z nich se však neprojevila způsobem, který by mohl dialekty odpovídajícím způsobem izolovat.

Ke stabilitě dialektových hranic zřejmě nepřispívá ani prostředí. Mezi habitaty obývanými samci s různými dialekty se ve většině případů nenašly signifikantní rozdíly. Jediný rozdíl se ukázal na lokalitě Choceň ve vzdálenosti od zástavby – to je však zřejmě nutné připsat malému vzorku a nerovnoměrnému zmapování oblasti. Navíc byly na obou lokalitách pozorovány biotopy, kde oba přítomné dialekty přímo sousedily.

V rozporu s výsledky předchozí studie se nepodařilo podpořit hypotézu, že se na udržování dialektů podílí asymetrická reakce samců na místní a cizí dialekt, ani že v případě strnadů obecných jedinci reagují více na neznámý zpěv. Strnadi testovaní v této práci reagovali na vlastní i sousední dialekt identicky. Odpovědi se také nelišily ani na hranicích, ani v centrech dialektových oblastí, kde mají samci předchozí zkušenost pouze s jedním z obou stimulů. Nelze vyloučit, že se na výsledcích částečně podílel i metodický postup pokusů. Optimální by bylo mít vymapovaná teritoria, samce značené a testovat každého dvakrát, s časovým odstupem mezi pokusy minimálně jeden den. Tento přístup však byl z hlediska časových možností nereálný. Navíc i když design pokusů nebyl optimální, jen těžko jím lze jednoznačně negativní výsledky zdůvodnit.

Výsledky této práce tedy nepodpořily žádnou z testovaných hypotéz. Jako nejpravděpodobnější mechanismus udržování stabilních hranic dialektů u strnadů obecných se tak jeví samičí preference. K ověření této hypotézy by však bylo zapotřebí dalších experimentů.

## 6 Seznam literatury

- Andrew, R. J. 1962. Evolution of intelligence and vocal mimicing. *Science* 137 (3530): 585–589.
- Babíková, Z., Johnson, D., Bruce, T., Pickett, J. & Gilbert, L. 2014. Underground allies: How and why do mycelial networks help plants defend themselves? *BioEssays* 36 (1): 21–26.
- Bailey, I., Myatt, J. P. & Wilson, A. M. 2013. Group hunting within the Carnivora: physiological, cognitive and environmental influences on strategy and cooperation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67 (1): 1–17.
- Baker, M. C. 1974. Genetic structure of two populations of white-crowned sparrows with different song dialects. *The Condor* 76 (3): 351–356.
- Baker, M. C. 1975. Song dialects and genetic differences in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Evolution* 29 (2): 226–241.
- Baker, M. C. 1983. The behavioral response of female Nuttall's white-crowned sparrows to male song of natal and alien dialects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12 (4): 309–315.
- Baker, M. C. & Mewaldt, L. R. 1978. Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys nuttalli*. *Evolution* 32 (4): 712–722.
- Baker, M. C. & Cunningham, M. A. 1985. The biology of bird-song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* 8 (01): 85–100.
- Baker, M. C., Thompson, D. B., Sherman, G. L. & Cunningham, M. A. 1981. The role of male vs male interactions in maintaining population dialect structure. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8 (1): 65–69.
- Baker, M. C., Bjerke, T. K., Lampe, H. U. & Espmark, Y. O. 1987. Sexual response of female yellowhammers to differences in regional song dialects and repertoire sizes. *Animal Behaviour* 35 (2): 395–401.
- Baker, M. C., Thompson, D. B., Sherman, G. L., Cunningham, M. A. & Tomback, D. F. 1982. Allozyme frequencies in a linear series of song dialect populations. *Evolution* 36 (5): 1020–1029.
- Ballentine, B., Hyman, J. & Nowicki, S. 2004. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology* 15 (1): 163–168.
- Beckett, M. D. & Ritchison, G. 2010. Effects of breeding stage and behavioral context on singing behavior of male indigo buntings. *The Wilson Journal of Ornithology* 122 (4): 655–665.
- Beecher, M. D., Stoddard, P. K., Campbell, S. E. & Horning, C. L. 1996. Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 51 (4): 917–923.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998. *Principles of animal communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, .
- Briefer, E., Aubin, T., Lehongre, K. & Rybak, F. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *The Journal of Experimental Biology* 211 (3): 317–326.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 434–440.
- Caro, S. P., Keulen, C. & Poncin, P. 2009. Song repertoires in a western European population of yellowhammers *Emberiza citrinella*. *Acta Ornithologica* 44 (1): 9–16.

- Catchpole, C. K. 1983. Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour* 31 (4): 1217–1225.
- Catchpole, C. K. & Leisler, B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structures. *Behaviour* 108 (1): 125–138.
- Catchpole, C. K. & Rowell, A. 1993. Song sharing and local dialects in a population of the european wren *Troglodytes troglodytes*. *Behaviour* 125 (1-2): 67–78.
- Catchpole, C. K. & Slater, P. J. B. 2008. *Bird song, Biological themes and variations*. Cambridge University Press.
- Craig, J. L. & Jenkins, P. F. 1982. The evolution of complexity in broadcast song of passerines. *Journal of theoretical biology* 95 (3): 415–422.
- Cramp, S. & Perrins, C. M. 1994. *The birds of the western Palearctic. Volume 9. Buntings to New World warblers*, Oxford University Press. .
- Dabelsteen, T. & Pedersen, I. B. 1992. Song features essential for species discrimination and behaviour assessment by male blackbirds (*Turdus merula*). *Behaviour* 121 (3): 259–287.
- Date, E. M. & Lemon, R. E. 1993. Sound transmission: a basis for dialects in birdsong? *Behaviour* 124 (3-4): 291–312.
- Diblíková, L. 2011. Strnad obecný - modelový druh pro výzkum dialektů u pěvců.
- Diblíková, L. 2013. Pták roku 2011: zapojení veřejnosti při analýze regionální variability ptačího zpěvu.
- Van Dongen, W. F. D. & Mulder, R. A. 2006. Habitat density, song structure and dialects in the Madagascar paradise flycatcher *Terpsiphone mutata*. *Journal of Avian Biology* 37 (4): 349–356.
- DuBois, A. L., Nowicki, S. & Searcy, W. A. 2008. Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context. *Biology Letters* 5 (2): 163–165.
- Frauendorf, E. 1994. Dialekte der Goldammer (*Emberiza citrinella*) in Ostachsen. *Actitis* 30: 10–28.
- Funghi, C., Cardoso, G. C. & Mota., P. G. 2015. Increased syllable rate during aggressive singing in a bird with complex and fast song. *Journal of Avian Biology* 46 (3): 283–288.
- Gaunt, S. L. L., Baptista, L. F., Sánchez, J. E. & Hernandez, D. 1994. Song learning as evidenced from song sharing in two hummingbird species (*Colibri coruscans* and *C. thalassinus*). *The Auk* 111 (1): 87–103.
- Giraldeau, L.-A. & Ydenberg, R. 1987. The center-edge effect: the result of a war of attrition between territorial contestants? *The Auk* 104 (3): 535–538.
- Giret, N., Nitsch, A. & Nagle, L. 2011. Phonological-dependent territorial responses in yellowhammers (*Emberiza citrinella*). *Behavioural processes* 88 (2): 67–71.
- Glaubrecht, M. 1989. Geographische Variabilität des Gesangs der Goldammer, *Emberiza citrinella*, im norddeutschen Dialekt-Grenzgebiet. *Journal für Ornithologie* 130 (3): 277–292.
- González, C. & Ornelas, J. F. 2009. Song variation and persistence of song neighborhoods in a lekking hummingbird. *The Condor* 111 (4): 633–640.
- Gruber, T. & Nagle, L. 2010. Territorial reactions of male yellowhammers (*Emberiza citrinella*) toward a specific song structure. *Journal of Ornithology* 151 (3): 645–654.
- Handford, P. 1981. Vegetational correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8 (3): 203–206.
- Hansen, P. 1979. Gulspurven dialekttyper. *Feltornithologen* 21: 80–83.

- Hansen, P. 1981. Coordinated singing in neighbouring yellowhammers (*Emberiza citrinella*). *Natura Jutlandica* 19: 121–138.
- Hansen, P. 1984. Neighbour-stranger song discrimination in territorial yellowhammer *Emberiza citrinella* males, and a comparison with responses to own and alien song dialects. *Ornis Scandinavica* 15 (4): 240–247.
- Hansen, P. 1985. Geographic song variation in the yellowhammer (*Emberiza citrinella*). *Natura Jutlandica* 21: 209–219.
- Hansen, P. 1999. Long-term stability of song elements in the yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Bioacoustics* 9 (4): 281–295.
- Harbison, H., Nelson, D. A. & Hahn, T. P. 1999. Long-term persistence of song dialects in the mountain white-crowned sparrow. *Condor* 101 (1): 133–148.
- Heinroth, O. & Heinroth, M. 1924. Die Vögel Mitteleuropas I. Bd. (Vol. 1), Berlin: 1–6.
- Helb, H.-W. 1985. Ethometrie des Vogelgesangs: Progressive und regressive Aktualgenese bei der Goldammer (*Emberiza citrinella*). *Behaviour* 94 (3/4): 279–323.
- Heymann, J. & Bergmann, H.-H. 1988. Incomplete song strophes in the chaffinch *Fringilla coelebs* L.: general influences on a specific behavioural output. *Bioacoustics* 1 (1): 25–30.
- Hiett, J. C. & Catchpole, C. K. 1982. Song repertoires and seasonal song in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Animal Behaviour* 30 (2): 568–574.
- Huxley, J. S. 1947. Song variants in the yellowhammer. *British Birds* 40: 162–164.
- Hyman, J. 2005. Seasonal variation in response to neighbors and strangers by a territorial songbird. *Ethology* 111 (10): 951–961.
- Järvi, T., Radesäter, T. & Jakobsson, S. 1980. The song of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* with special reference to singing behaviour in agonistic situations. *Ornis Scandinavica* 11 (3): 236–242.
- Johnson, M., Aref, S. & Walters, J. R. 2008. Parent–offspring communication in the western sandpiper. *Behavioral Ecology* 19 (3): 489–501.
- Kaiser, W. 1965. Der Gesang der Goldammer und die Verbreitung ihrer Dialekte. *Falke* 12: 40–42.
- Kaiser, W. 1983. Die Dialekte der Goldammer - jetzt Europaprojekt. *Falke* 30: 17–23.
- Kopuchian, C., Litjmaer, D. A., Tubaro, P. L. & Handford, P. 2004. Temporal stability and change in a microgeographical pattern of song variation in the rufous-collared sparrow. *Animal Behaviour* 68 (3): 551–559.
- Kroodsma, D. E. 1985. Geographic variation in songs of the Bewick's wren: a search for correlations with avifaunal complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16 (2): 143–150.
- Kroodsma, D. E. 1986. Design of song playback experiments. *The Auk* 103 (3): 640–642.
- Lattin, C. & Ritchison, G. 2009. Intra-and intersexual functions of singing by male blue grosbeaks: the role of within-song variation. *The Wilson Journal of Ornithology* 121 (4): 714–721.
- Leader, N., Wright, J. & Yom-Tov, Y. 2002. Dialect discrimination by male orange-tufted sunbirds (*Nectarinia osea*): reactions to own vs. neighbor dialects. *Ethology* 108 (4): 367–376.
- Lemon, R. E. 1975. How birds develop song dialects. *The Condor*: 385–406.
- Linhart, P., Jaška, P., Petrusková, T., Petrusek, A. & Fuchs, R. 2013. Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural processes* 100: 139–145.

- Lougheed, S. C. & Handford, P. 1992. Vocal dialects and the structure of geographic variation in morphological and allozymic characters in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Evolution* 46 (5): 1443–1456.
- MacDougall-Shackleton, E. A. & MacDougall-Shackleton, S. A. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution* 55 (12): 2568–2575.
- MacDougall-Shackleton, S. A., MacDougall-Shackleton, E. A. & Hahn, T. P. 2001. Physiological and behavioural responses of female mountain white-crowned sparrows to natal- and foreign-dialect songs. *Canadian journal of zoology* 79 (2): 325–333.
- Marler, P. 1952. Variations in the song of the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis* 94: 458–472.
- Marler, P. & Slabbekoorn, H. 2004. *Nature's music, The science of birdsong*. Elsevier Academic Press.
- Marten, K. & Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization: I. temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2 (3): 271–290.
- McGregor, P. K., Catchpole, C. K., Dabelsteen, T., Falls, J. B., Fusani, L., Gerhardt, H. C., Gilbert, F., Horn, A. G., Klump, G. M., Kroodsma, D. E., Lambrechts, M. M., McComb, K. E., Nelson, D. A., Pepperberg, I. M., Ratcliffe, L., Searcy, W. A. & Weary, D. M. 1992. Design of playback experiments: the Thornbridge Hall NATO ARW consensus. In: *Playback and Studies of Animal Communication*, Springer US, 1–9.
- Melman, D. S. & Searcy, W. A. 1999. Microgeographic song discrimination in a nonterritorial passerine, the Boat-tailed Grackle. *Condor* 101 (4): 845–848.
- Milligan, M. M. & Verner, J. 1971. Inter-population song dialect discrimination in the white-crowned sparrow. *The Condor* 73 (2): 208–213.
- Møller, A. P. 1982. Song dialects in a population of yellowhammers *Emberiza citrinella* in Denmark. *Ornis Scandinavica* 13 (3): 239–246.
- Møller, A. P. 1988. Spatial and Temporal Distribution of Song in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology* 78 (4): 321–331.
- Mori, E., Menchetti, M. & Ferretti, F. 2014. Seasonal and environmental influences on the calling behaviour of Eurasian scops owls. *Bird Study* 61 (2): 277–281.
- Morris, A. J., Whittingham, M. J., Bradbury, R. B., Wilson, J. D., Kyrkos, A., Buckingham, D. L. & Evans, A. D. 2001. Foraging habitat selection by yellowhammers (*Emberiza citrinella*) nesting in agriculturally contrasting regions in lowland England. *Biological Conservation* 101 (2): 197–210.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109 (965): 17–34.
- Mundinger, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations in birds. In: Kroodsma, D. E. and Miller, E. H. (eds.), *Acoustic Communication in Birds*, 147–208. Academic Press, New York.
- Mundinger, P. 1975. Song dialects and colonization in the house finch, *Carpodacus mexicanus*, on the east coast. *The Condor* 77 (4): 407–422.
- Nelson, D. A. 1998. Geographic variation in song of Gambel's white-crowned sparrow. *Behaviour* 135 (3): 321–342.
- Nelson, D. A. & Soha, J. A. 2004a. Perception of geographical variation in song by male puget sound white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys pugetensis*. *Animal Behaviour* 68 (2): 395–405.

- Nelson, D. A. & Soha, J. A. 2004b. Male and female white-crowned sparrows respond differently to geographic variation in song. *Behaviour* 141 (1): 53–69.
- Nelson, D. A., Hallberg, K. I. & Soha, J. A. 2004. Cultural evolution of Puget sound white-crowned sparrow song dialects. *Ethology* 110 (11): 879–908.
- Neye, G. 2006. Gesangsdialekte bei der goldammer emberiza citrinella: kultur als mechanismus der artaufspaltung?
- Nottebohm, F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects. *The Condor* 71 (3): 299–315.
- Nottebohm, F. 1972. The origins of vocal learning. *The American Naturalist* 106 (947): 116–140.
- Nowicki, S., Searcy, W. A., Krueger, T. & Hughes, M. 2002. Individual variation in response to simulated territorial challenge among territory-holding song sparrows. *Journal of Avian Biology* 33 (3): 253–259.
- O’Loghlen, A. L. & Rothstein, S. I. 2003. Female preference for the songs of older males and the maintenance of dialects in brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53 (2): 102–109.
- Osiejuk, T. S., Ratyńska, K. & Cygan, J. P. 2007. Corn bunting (*Miliaria calandra*) males respond differently to alternating and overlapping playback of song. *Journal of ethology* 25 (2): 159–168.
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J. & Gregory, R. D. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67 (4): 518–536.
- Payne, R. B. 1981a. Population structure and social behaviour: models for testing the ecological significance of song dialects in birds. In: *Natural Selection and Social Behavior* (Alexander, R. D. & Tinkle, D. W., Eds.), 108–120.
- Payne, R. B. 1981b. Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour* 29 (3): 688–697.
- Payne, R. B. 1987. Song dialects and neighborhood habitats in the indigobirds *Vidua chalybeata* and *V. purpurascens* at Lochinvar National Park, Zambia. *Journal of Field Ornithology* 58 (2): 152–170.
- Petrinovich, L. & Patterson, T. L. 1981. The responses of white-crowned sparrows to songs of different dialects and subspecies. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 57 (1): 1–14.
- Petrinovich, L., Patterson, T. & Baptista, L. F. 1981. Song dialects as barriers to dispersal: a re-evaluation. *Evolution* 35 (1): 180–188.
- Petrusková, T., Pišvejcová, I., Kinštová, A., Brinke, T. & Petrusek, A.; v recenzním řízení. Repertoire-based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual return rates. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Petrusková, T., Diblíková, L., Pipek, P., Frauendorf, E., Procházka, P. & Petrusek, A. 2015. A review of the distribution of Yellowhammer (*Emberiza citrinella*) dialects in Europe reveals the lack of a clear macrogeographic pattern. *Journal of Ornithology* 156 (1): 263–273.
- Petrusková, T., Kinštová, A., Pišvejcová, I., Mula Laguna, J., Cortezón, A., Brinke, T. & Petrusek, A. 2014. Variation in trill characteristics in Tree Pipit songs: Different trills for different use? *Ethology* 120 (6): 586–597.
- Pipek, P., Pyšek, P. & Blackburn, T. M. 2015. How the Yellowhammer became a Kiwi: the history of an alien bird invasion revealed. *Neobiota* 24: 1–31.
- Planqué, R., Britton, N. F. & Slabbekoorn, H. 2014. On the maintenance of bird song dialects. *Journal of Mathematical Biology* 68 (1-2): 505–531.

- Podos, J. & Warren, P. S. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study Behavior* 37 (07): 403–458.
- Procházka, P. 2011. *Strnad obecný, pták roku 2011*. Česká společnost ornitologická.
- Radesäter, T., Jakobsson, S., Andbjer, N., Bylin, A. & Nyström, K. 1987. Song rate and pair formation in the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour* 35 (6): 1645–1651.
- Rothstein, S. I. & Fleischer, R. C. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the brown-headed cowbird. *The Condor* 89 (1): 1–23.
- Rutkowska-Guz, J. M. & Osiejuk, T. S. 2004. Song structure and variation in yellowhammers *Emberiza citrinella* from western Poland. *Polish Journal of Ecology* 52 (3): 333–345.
- Saino, N., Galeotti, P., Sacchi, R. & Möller, A. P. 1997. Song and immunological condition in male barn swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology* 8 (4): 364–371.
- Salomonsen, F. 1935. Zur Dialektbildung bei der Goldammer (*Emberiza citrinella* L.). *Anz orn Ges Bayern* 2: 346–251.
- Searcy, W. A. & Beecher, M. D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour* 78 (6): 1281–1292.
- Searcy, W. A., Nowicki, S. & Hughes, M. 1997. The response of male and female song sparrows to geographic variation in song. *Condor* 99 (3): 651–657.
- Shieh, B. S. 2004. Song structure and microgeographic variation in a population of the greycheeked fulvetta (*Alcippe morrisonia*) at Shoushan Nature Park, southern Taiwan. *Zoological Studies* 43 (1): 132–141.
- Schön, R. 1989. Dialekte, Individualität und Gesangslernen bei der Goldammer (*Emberiza citrinella* L.).
- Slabbekoorn, H. & den Boer-Visser, A. 2006. Cities change the songs of birds. *Current Biology* 16 (23): 2326–2331.
- Soha, J. A., Nelson, D. A. & Parker, P. G. 2004. Genetic analysis of song dialect populations in puget sound white-crowned sparrows. *Behavioral Ecology* 15 (4): 636–646.
- Specht, R. 2011. Avisoft-SASLab Pro ver 5.1, 22. Copyright 1990-2011, Avisoft Bioacustics, Berlin.
- Sprau, P., Roth, T., Naguib, M. & Amrhein, V. 2012. Communication in the third dimension: song perch height of rivals affects singing response in nightingales. *PLoS ONE* 7 (3).
- Spurná, P. 2008. Prostorová autokorelace – všudypřítomný jev při analýze prostorových dat? *Sociologický časopis/Czech Sociological Review* 04: 767–787.
- Sundberg, J. 1995. Female yellowhammers (*Emberiza citrinella*) prefer yellower males: a laboratory experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37 (4): 275–282.
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? *Animal Behaviour* 47 (2): 339–350.
- Thielcke, G. 1987. Langjährige Dialektkonstanz beim Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*). *Journal für Ornithologie* 128 (2): 171–180.
- Thielcke, G. 1992. Stabilität und Änderungen von Dialekten und Dialektgrenzen beim Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*). *Journal für Ornithologie* 133 (1): 43–59.
- Tombäck, D. F., Thompson, D. B. & Baker, M. C. 1983. Dialect discrimination by white-crowned sparrows: reactions to near and distant dialects. *The Auk* 100 (2): 452–460.



- Tracy, T. T., Zasadny, H. J., Erickson, J. G. & Siemers, J. L. 2009. Syllable and song sharing in a recently established population of house finches (*Carpodacus mexicanus*). *The Auk* 126 (4): 823–830.
- Tubaro, P. L., Segura, E. T. & Handford, P. 1993. Geographic variation in the song of the rufous-collared sparrow in eastern Argentina. *The Condor* 95 (3): 588–595.
- Tucker, G. M. 1992. Effects of agricultural practices on field use by invertebrate-feeding birds in winter. *Journal of Applied Ecology* 29 (3): 779–790.
- Valderrama, S. V., Molles, L. E., Waas, J. R. & Slabbekoorn, H. 2013. Conservation implications of song divergence between source and translocated populations of the North Island Kōkako. *Journal of Applied Ecology* 50 (4): 950–960.
- Vehrencamp, S. L., Yantachka, J., Hall, M. L. & De Kort, S. R. 2013. Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral ecology and sociobiology* 67 (3): 409–419.
- Wallschläger, D. 1998. Was ist ein Goldammerdialekt? *Brandenburgische Umwelt Berichte* 3: 59–68.
- Westcott, D. A. & Kroon, F. J. 2002. Geographic song variation and its consequences in the golden bowerbird. *The Condor* 104 (4): 750–760.
- Wiens, J. A. 1982. Song pattern variation in the sage sparrow (*Amphispiza belli*): dialects or epiphenomena? *The Auk* 99 (2): 208–229.
- Wilkins, M. R., Seddon, N. & Safran, R. J. 2013. Evolutionary divergence in acoustic signals: causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution* 28 (3): 156–166.
- Wonke, G. & Wallschläger, D. 2009. Song dialects in the yellowhammer *Emberiza citrinella*: bioacoustic variation between and within dialects. *Journal of Ornithology* 150 (1): 117–126.
- Wright, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 263 (1372): 867–872.
- Wright, T. F. & Wilkinson, G. S. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268 (1467): 609–616.
- Wright, T. F. & Dorin, M. 2001. Pair duets in the yellow-naped amazon (Psittaciformes: *Amazona auropalliata*): responses to playbacks of different dialects. *Ethology* 107 (2): 111–124.
- Wright, T. F., Rodriguez, A. M. & Fleischer, R. C. 2005. Vocal dialects, sex-biased dispersal, and microsatellite population structure in the parrot *Amazona auropalliata*. *Molecular Ecology* 14 (4): 1197–1205.
- Wunderle, J. M. 1978. Differential response of territorial yellowthroats to the songs of neighbors and non-neighbors. *The Auk* 95 (2): 389–395.
- Yahner, R. H. & Ross, B. D. 1995. Seasonal response of wood thrushes to taped-playback songs. *The Wilson Bulletin* 107 (4): 738–741.
- Zink, R. M. & Barrowclough, G. F. 1984. Allozymes and song dialects: a reassessment. *Evolution* 38 (2): 444–448.